



AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE

PUSA

HEREDITAS

G E N E T I S K T A R K I V

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND XVII

1932—33

LUND 1933, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

INNEHÅLL.

	Sid.
BONNIER, GERT, Crossing-over in Triploids of <i>Drosophila melanogaster</i> with Attached X-chromosomes	342
CLAUSEN, J., Remarks upon H. G. BRUNN'S Paper on <i>Viola canina</i> L. ...	67
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Über eine Form von <i>Primula officinalis</i> mit pistilloiden Staubgefässen und ihre Vererbung. (With a summary in English.)	115
GUSTAFSSON, ÅKE, Spontane Chromosomenzahlerhöhung in Pollenmutterzellen und die damit verbundene Geminibildung	100
HÅKANSSON, ARTUR, Zytologische Studien an compactoiden Typen von <i>Triticum vulgare</i> . (With a summary in English.)	155
— —, Beiträge zur Polyploidie der Umbelliferen	246
LAMPRECHT, HERBERT, Zur Genetik von <i>Phaseolus vulgaris</i> . III. Zweiter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe	1
— —, Zur Genetik von <i>Phaseolus vulgaris</i> . IV. Studien über Genenkoppelung, mit einem Fall von erblich bedingtem wechselnden Cross-overprozent	21
— —, Zur Genetik von <i>Phaseolus vulgaris</i> . V. Spaltungsergebnisse nach Kreuzung einer weissamigen mit gefärbtsamigen Bohnenlinien.....	54
— —, Zur Genetik von <i>Phaseolus vulgaris</i> . VI. Vierter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe. (With a summary in English.)	249
MOHR, OTTO L., Some Genetic Data Involving the Fourth Chromosome of <i>Drosophila melanogaster</i>	317
MÜNTZING, ARNE, Apomictic and Sexual Seed Formation in <i>Poa</i>	131
— —, Studies on Meiosis in Diploid and Triploid <i>Solanum tuberosum</i> L.	223
NILSSON, ERNST, Erblícheitsversuche mit <i>Pisum</i> , III—V	71
— —, Erblícheitsversuche mit <i>Pisum</i> , VI—VIII	197
WEXELSEN, H., Linkage of a Quantitative and a Qualitative Character in Barley	323

UTGIVNINGSDAGAR 1932—33:

1:a häft., pag. 1—130, den 22 juni 1932,
2:e » » 131—248, » 3 januari 1933,
3:e » » 249—362, » 21 februari 1933.

ZUR GENETIK VON PHASEOLUS VULGARIS

III. ZWEITER BEITRAG ZUR VERERBUNG DER TESTAFARBE

VON HERBERT LAMPRECHT

STAATLICHES FORSCHUNGSMUSEUM FÜR GEMÜSEBAU, ALNARP, ÅKARP

IN einer früheren Arbeit über die Vererbung der Samenschalenfarbe von *Phaseolus vulgaris* (LAMPRECHT 1932 a) sind von mir 35 verschiedene genotypische Konstitutionen für Testafarbe eingehender untersucht worden. Die in der genannten Arbeit mitgeteilten Resultate bezogen sich auf Kombinationen von sechs verschiedenen Faktoren, einem Grundfaktor für die Ausbildung von Farbe überhaupt sowie fünf Farbfaktoren. In der vorliegenden Arbeit sollen die Ergebnisse einer Kreuzung besprochen werden, in der teils weitere genotypische Konstitutionen, teils zwei bzw. drei bisher anscheinend unbekannte Faktoren in ihrer Wirkung auf eine gewisse Zeichnung der Testa untersucht werden.

Einleitend sollen, soweit dies für die hier zu besprechenden Ergebnisse notwendig erscheint, die in meiner oben erwähnten Arbeit mitgeteilten Resultate kurz rekapituliert werden.

In meiner l. c. besprochenen Kreuzung Nr. XII wurden zwei reine Linien miteinander gekreuzt, von denen die eine (L. 29) Geschwefeltes Weiss, die andere (L. 27) Rohseidengellb als Testafarbe hatte. Die auf F_1 erhaltenen Samen zeigten alle marmorierte Samenschale, und zwar Schamois auf Rohseidengellb. Der Hilumrand der F_2 -Samen war bister, so wie der des einen Elters (L. 27). Der Hilumrand des anderen Elters war farblos. Die auf F_2 dieser Kreuzung erhaltenen Samen zeigten hinsichtlich Testafarbe klare bifaktorielle Spaltung, die gut mit folgendem theoretischen Spaltungsverhältnis übereinstimmte:

3 Schamois einfarbig : 6 Schamois/Rohseidengellb marmoriert : 3 Rohseidengellb : 1 Geschwefeltes Weiss einfarbig : 2 Geschwefeltes Weiss/Weiss marmoriert : 1 Weiss.

Die Testafarben Schamois, sowohl einfarbig wie marmoriert, und Rohseidengellb hatten bister Hilumrand, Geschwefeltes Weiss, gleichfalls einfarbig und marmoriert, und Weiss hatten weissen Hilumrand. Auf Grund der erwähnten Spaltungsresultate in F_2 wurden für die Testa-

farben der beiden Elternlinien folgende genotypische Konstitutionen angenommen:

L. 29, Geschwefeltes Weiss : $PP\ CC\ jj$,

L. 27, Rohseidengelb : $PP\ cc\ JJ$.

Dem Bastard soll demnach die Formel $PP\ Cc\ Jj$ zukommen. Für die drei hier in Rede stehenden Faktoren wurden folgende Wirkungen angenommen:

P ist ein Grundfaktor für die Ausbildung von Testafarbe, der allein keine Pigmentierung verursacht. Fehlt P so wird die Samenschale weiss, welche Farbfaktoren auch gegenwärtig sein mögen.

C bedingt allein zusammen mit P die Ausbildung der Testafarbe Geschwefeltes Weiss. C verursacht keine Färbung des Hilumrandes. Alle in bezug auf C heterozygotischen Samen sind marmoriert.

J bedingt allein zusammen mit P die Ausbildung der Testafarbe Rohseidengelb. J verursacht überdies Bister-Färbung des Hilumrandes. Heterozygotie des Faktors J hat keine Marmorierung der Samenschale zur Folge.

C und J zusammen mit P verursachen die Ausbildung der Testafarbe Schamois. Alle solchen Samen haben bister Hilumrand. In bezug auf C heterozygotische Samen — $PP\ Cc\ JJ$ und $PP\ Cc\ Jj$ — sind marmoriert: Schamois/Rohseidengelb.

Die eine Elternlinie von Kreuzung Nr. XII, L. 27, hat, wie l. c. erwähnt worden ist, einen mehr oder weniger deutlichen grauen Streifen, der vom Hilumrand an der Stelle der Mikropyle ausgeht und auf der Testa längs der Lage der Radicula und der Naht der Kotyledonen verläuft. In F_2 dieser Kreuzung haben sämtliche gefärbten Samen mit Hilumrand diesen Mikropylenstreifen, wie ich ihn nennen will, gezeigt. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, dass beide Elternlinien dieser Kreuzung, L. 29 und L. 27, die genotypische Grundlage für Mikropylenstreifen haben, dass er jedoch bei gefärbten Samen ohne Hilumrand nicht realisiert wird oder nur sehr schwach angedeutet erscheint. Einen weiteren Beweis hierfür werden wir unten in Kreuzung Nr. XVII finden.

Die obenstehend besprochenen Ergebnisse sind in F_3 der Kreuzung Nr. XII an zusammen 1657 Individuen durchweg bestätigt worden. In bezug auf die Variation der besprochenen Testafarben und andere Einzelheiten sei auf meine eingangs angeführte Arbeit verwiesen.

Hier kommt aus der genannten Arbeit ferner folgendes in Betracht. Die Spaltungsergebnisse der beiden Kreuzungen Nr. II und IV haben dargetan, dass zwischen den Testafarben Schamois und Bister ein ein-faktorieller Unterschied besteht. Der Testafarbe Schamois kommt, wie

oben erwähnt, folgende genotypische Konstitution zu: *PP CC JJ gg*, der Farbe Bister die Formel: *PP CC JJ GG*. Ein Bastard zwischen zwei Linien mit diesen Testafarben, *PP CC JJ Gg*, der also in bezug auf *G* heterozygotisch ist, ist nicht marmoriert, sondern einfarbig Bister und kann hinsichtlich Testafarbe vom einen Elter nicht unterschieden werden.

Der Faktor *G* ist also gleichwie *C* und *J* ein Farbfaktor, der zusammen mit *P*, *C* und *J* die Testafarbe Bister bedingt und in heterozygotischer Dosis — im Gegensatz zu *C* — keine Marmorierung der Samenschale verursacht.

HIER SPALTENDE FARBEN UND ZEICHNUNGEN DER TESTA.

Die Beurteilung der Testafarben erfolgte stets an neu geernteten und gut ausgereiften Samen und zwar wie früher (LAMPRECHT 1932 a) unter Bezugnahme auf die folgenden drei Arbeiten:

1. Répertoire de Couleurs publié par la Société française des Chrysanthémistes et RENÉ OBERTHUR, 1905. (Unten abgekürzt zu RC).

2. KLINCKSIECK et VALETTE, Code des Couleurs, Paris 1908. (Unten abgekürzt zu CC).

3. Farbentafeln nach OSTWALD, bearbeitet von der Deutschen Werkstelle für Farbkunde. Ernst Benary, Erfurt. (Unten abgekürzt zu FT).

Von den fünf hier in Frage kommenden Testafarben sollen nur zwei bisher anscheinend unbekannte, nämlich *Gelblich Weiss* und *Steinfarbig*, eingehender beschrieben werden. Für die übrigen drei Farben, *Bister*, *Schamois* und *Geschwefeltes Weiss* wird nur ein kurzer Hinweis auf die oben zitierten Farbenarbeiten mitgeteilt. Näheres hierüber siehe in meiner oben angeführten Arbeit (1932 a).

Geschwefeltes Weiss (Blanc soufré, Sulphury white) RC 14/3—4, CC 221—203 C, FT 1 ca—1 ea.

Gelblich Weiss (Blanc jaunâtre, Yellowish white), RC 13/3—4 und etwas dunkler, CC annähernd 171, teils etwas heller, teils etwas dunkler, FT 2,5 ea bis 3 ea. Diese Farbe variiert bei gut ausgereiften Samen nur unbedeutend. Schlecht ausgereifte Samen sind glasiger und gewöhnlich mehr schmutziggelblich, wie entsprechende Samen der Farbe Geschwefeltes Weiss, von denen sie dann nur schwer zu unterscheiden sind. Am sichersten ist die richtige Farbe bei schlechten Samen in unmittelbarer Nähe des Hilumrandes zu erkennen. Der Hilumrand

selbst ist reinweiss. Diese Farbe verändert sich im Laufe der Zeit, sie dunkelt zuerst etwas nach, worauf sie auch ihren Ton verändert, sodass sie nach einem Jahre etwa dunklem Neapelgelb, RC 29/3 entspricht. Fast zwei Jahre alte Samen — ältere liegen mir noch nicht vor — zeigen dunklestes Neapelgelb, RC 29/4 bis hellstes Honiggelb, RC 35/1.

Steinfarbig (Pierre, Stone colour), RC 312/4, aber gewöhnlich etwas dunkler. Diese Farbe zeigt ab und zu Annäherung an hellstes Schamois, RC 325/1, solchenfalls ist aber niemals der bei wirklichem Schamois häufig vorhandene deutliche Einschlag von Kanarien- bis Zitrongelb zu beobachten. Von dieser Farbe kommen Samen mit und ohne Carunculastrich vor (bezüglich dieser Zeichnung der Testa siehe weiter unten). Samen ohne Carunculastrich sind gewöhnlich rein Steinfarbig, dunkel, RC 312/4. Samen mit Carunculastrich haben neu nicht selten etwas dunklere Farbe, bis hellstes Schamois, RC 325/1, sowie auch bis hellstes Rohseidengelb, RC 66/1—2. Besonders charakteristisch für die Samen mit Carunculastrich ist eine Ungleichmässigkeit der Färbung, die dadurch verursacht wird, dass die Samenschale auf hellerem Grunde dichte, fast punktförmig feine Fleckchen einer dunkleren Farbe (etwa Schamois RC 325/1—2) trägt. Bei neuen steinfarbigem Samen ohne Carunculastrich tritt diese Punktierung viel schwächer zutage, wird aber schon nach einjährigem Aufbewahren fast gleich stark wie bei solchen mit Carunculastrich. Bei längerem Aufbewahren wird die Farbe der Pünktchen zunehmend dunkler. Sowohl Samen ohne wie mit Carunculastrich haben dunkel bister Hilumrand, RC 328/4, CC 70—83, nicht selten noch dunkler. Im CC ist Steinfarbig nicht gut wiedergegeben, am nächsten kommen 128 C—153 C und etwas dunkler, mit Carunculastrich auch gegen 128 D. In FT entspricht rein Steinfarbig 2,5 ca—3 ca, mit Carunculastrich 3 ec—3,5 gc—2,5 gc mehr gelblich. Samen mit Carunculastrich haben in Kreuzung XVII an der Stelle des Mikropylenstreifens (siehe diesen unten) einen länglichen, verschwommenen Fleck von bister Farbe gezeigt. Die Form dieses Fleckes geht aus Fig. 4 hervor. An ein—zwei Jahr alten Samen (ältere liegen mir nicht vor) erscheint die erwähnte punktförmige Fleckigkeit viel deutlicher und die Samen haben durchweg mehr oder weniger nachgedunkelt. Die dunkelsten Samen können nun als Schamois dunkel, RC 325/3—4, bezeichnet werden. Doch sind sie infolge der Punktierung und des dadurch bedingten matten Aussehens noch immer leicht von wirklichen Schamois-Samen zu unterscheiden. Ältere steinfarbige Samen ohne Carunculastrich haben auch deutliche Punktierung.

Schamois (Chamois, Shamois), RC 325/1—2, CC 171, FT 2,5 gc.

Bister Hilumrand. Schamois-Samen wurden nur ohne Carunculastrich gefunden, dagegen aber wohl mit Mikropylenstreifen.

Bister (Bistre), RC 328/1—2, CC 152, bisweilen etwas heller, selten dunkler gegen CC 128, FT 4,5 pe—4,5 re. Bister-Samen kommen mit und ohne Carunculastrich sowie Mikropylenstreifen vor. Solche Samen nur mit Carunculastrich haben an der Stelle des Mikropylenstreifens einen länglichen, dunkler bister Fleck mit verschwommenen Grenzen. Dieser Fleck entspricht dem unter Steinfarbig erwähnten.

In der unten zu besprechenden Kreuzung Nr. XVII haben ausser den oben angeführten Farben auch Samentypen mit verschiedenen Zeichnungen ausgespaltet. Diese sind, ausser der An- und Abwesenheit eines farbigen Hilumrandes, ein von der Nabelwarze (Caruncula) ausgehender Carunculastrich und ein in der Nähe des entgegengesetzten Ende des Hilumrandes ausgehender Mikropylenstreifen. Fig. 1 zeigt eine Bohne mit verschiedenen Elementen bzw. Zeichnungen der Testa.

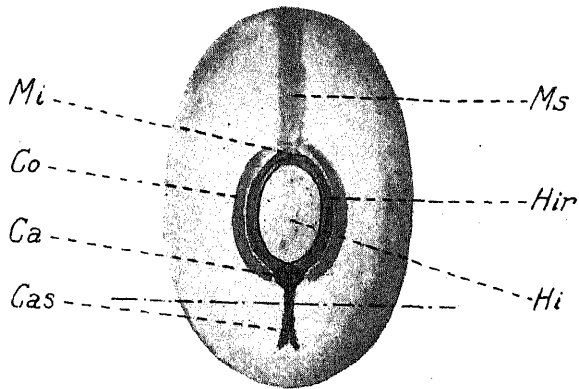


Fig. 1. Abbildung einer Bohne, verschiedene Elemente bzw. Zeichnungen der Testa veranschaulichend. Hi = Hilum (Nabel), Hir = Hilumrand, Ca = Caruncula (Strophiola, Nabelwarze), Cas = Carunculastrich, Mi = Mikropyle, Ms = Mikropylenstreifen, Co = Corona. Die strichpunktierte Gerade quer über den Carunculastrich gibt die Schnittlinie an, auf die sich die in Fig. 2 und 3 abgebildeten Querschnitte durch die Testa beziehen.

Das *Hilum*, der Stelle wo der Same am kurzen Funikulus festgewachsen war, scheint bei Bohnen immer weiss oder weisslich zu sein.

Der *Hilumrand* umgibt als ein mehr oder weniger deutlich abgesetzter Wall das Hilum. Er kann weiss oder verschieden gefärbt sein. Es gibt weisse Bohnen mit weissem oder gefärbtem, sowie farbige Bohnen mit weissem oder gefärbtem Hilumrand. Es dürfte indessen höchst wahrscheinlich sein, dass in dieser Hinsicht nur gewisse und nicht beliebige Kombinationen realisiert werden können. So wurden in meiner Kreuzung Nr. XII (LAMPRECHT 1932 a) unter 1289 F_2 -Individuen die Testafarbe Geschwefeltes Weiss (235 Individuen) nur mit weissem Hilumrand, die Testafarben Rohseidengellb und Schamois (zu-

sammen 959 Individuen) dagegen nur mit bister Hilumrand erhalten. Dies spricht offenbar dafür, dass der Faktor *J*, der allein mit dem Grundfaktor *P* die Farbe Rohseidengelb bedingt, auch für das Zustandekommen von bister Hilumrandfarbe verantwortlich zu machen ist. Verhält es sich so, dann sollen — wenn wir von einer eventuellen Wirkung von Hemmungsfaktoren absehen — alle Testafarben, für deren Zustandekommen die Anwesenheit von *J* erforderlich ist, farbigen Hilumrand besitzen. Die Spaltungsergebnisse meiner l. c. besprochenen Kreuzungen Nr. II, IV, XII und CIII stehen hiermit in Einklang. Ausser Geschwefeltes Weiss sind mir aber ausserdem wenigstens noch vier weitere Farben mit weissem Hilumrand bekannt.

Die *Caruncula* (Nabelwarze, *Strophiola*) befindet sich am unteren, dem Grunde der Blüte zugekehrten Ende des Hilumrandes. Sie bildet eine mehr oder weniger kräftig entwickelte herzförmige Erhöhung, die zum Teil im Hilumrande gelegen ist. Die beiden Hälften des Herzens sind je für sich polsterförmig erhöht. Die Spitze des Herzens zeigt vom Hilum nach aussen und ist nicht selten etwas ausgezogen. Mit dieser kurzen Verlängerung des äusseren spitzen Endes der *Caruncula* ist jedoch nicht der in Fig. 1 abgebildete *Carunculastrich* zu verwechseln. Bei Bohnen mit farbigem Hilumrand ist die *Caruncula* in allen mir bekannten Fällen gleichfalls gefärbt gewesen. Bei Bohnen mit weissem Hilumrand ist die *Caruncula* in der Regel gleichfalls weiss. Eine Ausnahme hiervon bilden gewisse Bohnenbiotypen mit weisser Testafarbe, bei denen nur die *Caruncula* und die unmittelbare Umgebung der Mikropyle gefärbt ist. Dies beruht — soweit ich bisher sehen kann — auf dem Vorhandensein eines besonderen Faktors für die Verteilung der Farbe auf der Testa.

Die *Corona* ist ein farbiger, an der Stelle der *Caruncula* unterbrochener Ring um den Hilumrand. An der Stelle der Mikropyle ist die *Corona* entweder dünner oder gleichfalls unterbrochen. Ist sie hier nicht unterbrochen, so macht sie eine kleine Ausbuchtung um die Mikropyle herum. Die *Corona* kann entweder vom Hilumrand etwas entfernt sein, wie in Fig. 1 angedeutet, oder sie kann unmittelbar am Hilumrand beginnen. Es sind mir eine ganze Anzahl von Testafarben mit und ohne *Corona* bekannt.

Der *Carunculastrich* ist ein schmales farbiges Band, das von der nach aussen gekehrten Spitze der *Caruncula* fortsetzt und in der Regel mehr oder weniger deutlich zweigespalten endigt. Die Länge des *Carunculastriches* variiert bei verschiedenen Typen, u. a. auch mit der Grösse der Bohnen, entspricht aber annähernd dem grösseren Durchmesser des

Hilums. In der unten zu besprechenden Kreuzung war die Farbe des Carunculastriches bister und dunkler bis zu Kastanienbraun. Im übrigen sind mir aber auch Typen mit andersfarbigem Carunculastrich bekannt.

Um über die verschiedene Verteilung der Farbe in der Samenschale näheren Aufschluss zu erhalten, wurden einige steinfarbige und bister F_3 -Samen mit und ohne Carunculastrich geschnitten. Die Schnittstelle ist in Fig. 1 durch eine strichpunktierte Linie angegeben. Fig. 2 und 3

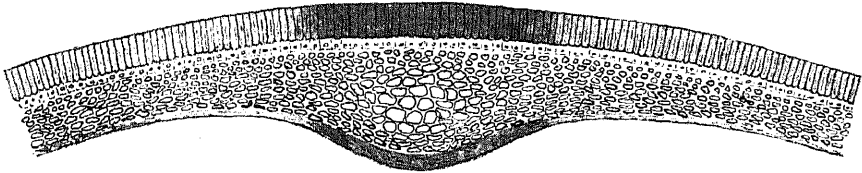


Fig. 2. Querschnitt durch die Testa eines steinfarbenen F_3 -Samens mit Carunculastrich aus Kreuzung XVII. Die Schnittstelle ist in Fig. 1 eingezeichnet.

sind Abbildungen der betreffenden Schnitte. Es sei erwähnt, dass die Samenschale im halbgequollenen Zustande geschnitten worden ist. Wie aus diesen beiden Figuren zu ersehen ist, besteht die Testa an dieser Stelle aus vier verschiedenen Zellschichten: 1. Einer äussersten Schicht aus palisadenförmigen Steinzellen, 2. einer dünnen Schicht aus im Querschnitt annähernd quadratischen Steinzellen, 3. einer vielzelligen

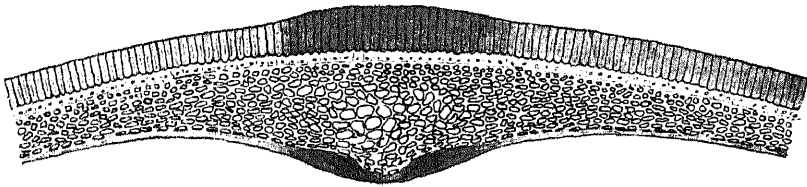


Fig. 3. Querschnitt durch die Testa eines bisteren F_3 -Samens mit Carunculastrich aus Kreuzung XVII. Die Schnittstelle ist in Fig. 1 eingezeichnet.

Parenchymzellschicht und schliesslich 4. einer Sklerenchymschicht, in der auch bei starker Vergrösserung (1500-fach) nur hier und da ein zelliger Bau konstatiert werden kann.

Nur die äusserste und die innerste Schicht sind bei steinfarbenen und bister Samen Träger von Farbe. Auch die Farbe des Carunculastriches ist in diese beiden Schichten verlegt, was aus Fig. 2 und 3 deutlich zu ersehen ist. Die innerste Schicht aus Sklerenchymzellen und die Parenchymschicht sind an der Stelle des Carunculastriches bedeutend verdickt. Bei bister Testafarbe war überdies die äusserste Steinzellenschicht in der Breite des Carunculastriches und die innerste Skleren-

chymschicht in zwei symmetrisch gelegenen Teilen verdickt (siehe Fig. 3). Ob dies aber allgemeine Gültigkeit hat, kann auf Grund der wenigen untersuchten Schnitte nicht sicher gesagt werden.

Der *Mikropylensstreifen* geht, wie der Name andeuten soll, von der Nähe der Mikropyle aus. Zwischen Hilumrand, in dem die Mikropyle gelegen ist, und Beginn des Mikropylensstreifens besteht gewöhnlich ein kleiner Zwischenraum. Die Farbe dieses ziemlich gleichbreiten, aber

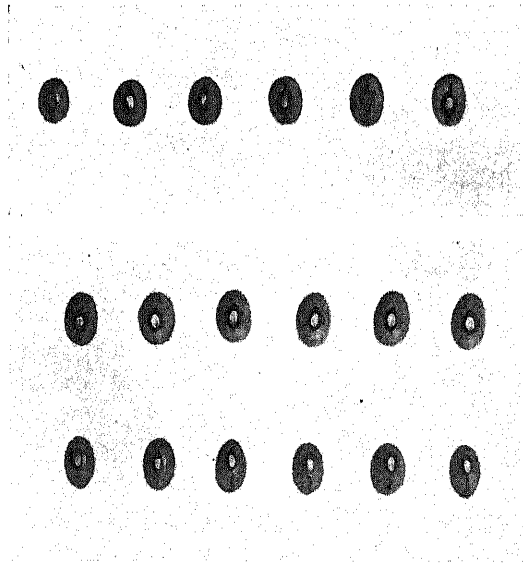


Fig. 4. Lichtbild von Samen aus F_2 der Kreuzung Nr. XVII. Von oben: 1. Reihe: Steinfarbig mit Carunculastrich, 2. Reihe: Steinfarbig ohne Carunculastrich und 3. Reihe: Schamois mit Mikropylensstreifen.

nicht scharf begrenzten Streifens ist in vorliegender Kreuzung grau. Der Mikropylensstreifen hat etwa doppelte Hilumrandbreite (siehe Fig. 1 und 4) und reicht gewöhnlich um das eine Ende der Bohne herum. Bisweilen ist er auch auf der ganzen, dem Hilum gegenüber gelegenen Seite des Samens deutlich ausgebildet. Es sind mir nur farbige Samen mit Mikropylensstreifen bekannt.

KREUZUNGSERGEBNISSE.

Die unten zu besprechenden Resultate wurden erhalten in Kreuzung Nr. XVII, ausgeführt zwischen einer reinen Linie einer sogenannten »Braunen Bohne« (»Prinzess«) und einer reinen Linie aus der französischen Brechbohnenorte *de la Chine*. Diese beiden Elternlinien können in Kürze folgendermassen charakterisiert werden.

Die Linie aus der Braunen Bohne, L. 25, ist eine typische sehr frühe Buschbohne mit laeliafarbigen Blüten. Ihre Hülsen sind gerade, mittellang, und in dem Entwicklungsstadium, wo sie gerade ihre volle Länge erreicht haben, von elliptischem Querschnitt. Die Hülsenfarbe ist mittelgrün. In reifem Zustande zeigt L. 25 extrem typisch einfach gewölbte, oder wie sie auch genannt werden, dreschbare Hülsen (betr. Näheres über Hülseneigenschaften vgl. LAMPRECHT 1932 b). Die Samen dieser Linie haben bister Testafarbe, und dunkelbister bis zu kastanienbraunen Hilumrand. Die Caruncula zeigt gleiche oder noch etwas dunklere Farbe als der Hilumrand. Von der Caruncula geht in der Richtung der Kotyledonennaht ein in der Regel mehr oder weniger deutlich zweigeteilter und am Ende schwach gegabelter Carunculastrich aus. Die Länge dieses Carunculastriches variiert etwas, ist aber gewöhnlich ein wenig kürzer als der längere Durchmesser des Hilums. Über der Radikula, also an der dem Carunculastrich gegenüberliegenden Seite des Hilums, zeigt die Testa einen verwaschenen Fleck von etwas dunkler bister Farbe. Diese letztere Erscheinung ist bereits früher als für solche Samen mit Carunculastrich überhaupt charakteristisch hervorgehoben worden. Ein Mikropylenstreifen ist auf diesen Samen nicht wahrzunehmen.

Die andere Elternlinie, L. 29, aus de la Chine, ist gleichfalls eine typische Buschbohne. Sie ist aber nur mittelfrüh und hat weisse Blüten. Ihre Hülsen sind gerade, kurz und wenn sie gerade volle Länge erreicht von elliptischem Querschnitt. Die Hülsenfarbe kommt der von L. 25 sehr nahe oder ist etwas dunkler grün. In reifem Zustande sind die Hülsen von L. 29 einfach gewölbt, bisweilen ein wenig »zerknittert«, aber keineswegs mit eingeschnürten Hülsen zu verwechseln. Die Samen von L. 29 zeigen die Testafarbe Geschwefeltes Weiss mit reinweissem Hilumrand. Kein Carunculastrich und kein Mikropylenstreifen ist wahrzunehmen. An der Stelle wo der Mikropylenstreifen zu liegen pflegt ist die Farbe der Testa aber gewöhnlich etwas von der Umgebung abweichend, heller und in der Mitte etwas dunkler: man bekommt hier den Eindruck als ob das Gewebe an dieser Stelle andere Beschaffenheit und damit anderes Lichtbrechungsvermögen hätte. Wie aus den unten mitzuteilenden Kreuzungsergebnissen hervorgehen wird, ist diese Linie Träger der erblichen Anlage für Mikropylenstreifen. Dieser wird aber zufolge der übrigen genotypischen Konstitution für die Testafarbe phänotypisch nicht realisiert.

Wenn wir nun mit alleiniger Berücksichtigung der Testafarbe — abgesehen von Carunculastrich und Mikropylenstreifen sowie übrigen

Eigenschaften — auf Grund der Spaltungsergebnisse in früheren Kreuzungen (LAMPRECHT 1932 a) die genotypische Konstitution der beiden Eltern angeben wollen, erhalten wir folgende Formeln:

L. 25: *PP CC JJ GG bb vv*,

L. 29: *PP CC jj gg bb vv*.

Beiden Elternlinien muss der Grundfaktor für Testafarbe, *P*, zukommen, da sie gefärbte Samenschale haben. Die Testafarbe Bister von L. 25 wird verursacht durch das Zusammenwirken von drei Genen, nämlich *C*, *J* und *G* mit dem Grundfaktor *P*, die Testafarbe Geschwefeltes Weiss von L. 29 durch das Gen *C* zusammen mit dem Grundfaktor *P*. Im folgenden sollen der Einfachheit halber die beiden Gene *b* und *v*, die in beiden Eltern in rezessiver Form vorkommen, sowie das Gen *P* in den Formeln weggelassen werden. Der Bastard zwischen diesen beiden Linien soll also in bezug auf Testafarbe die Formel *CC Jj Gg* haben, und, da sowohl *J* wie *G* und auch beide gemeinsam vollkommene Dominanz zeigen, Bister Samenfarbe aufweisen. Dies hat an den auf F_1 erhaltenen F_2 -Samen auch festgestellt werden können. Im übrigen hat an den F_1 -Individuen folgendes konstatiert werden können.

Der Pflanzenhabitus war der einer typischen Buschbohne mit laeliafarbigen Blüten. Die Blütenfarbe Laeliafarbig scheint also über Weiss vollkommen zu dominieren. Die Hülsen der ersten Generation waren durchweg gerade mit etwa zwischen den Elternlinien intermediärer Länge und von elliptischem Querschnitt. In reifem Zustande waren die Hülsen typisch einfach gewölbt, wie bei dem einen Elter, L. 25. Die Samenschale war, wie schon erwähnt worden ist, Bister und zeigte einen deutlichen Carunculastrich, nicht selten noch deutlicher als für die Elternlinie L. 25 beschrieben. Auch war der über der Radikula gelegene verwaschene Fleck an allen Samen zu beobachten. Die Testaeigenschaft Carunculastrich scheint demnach dominant zu sein. Sicher ist dies auf Grund des Befundes in F_1 allerdings noch nicht, denn es könnte ja auch der zweite Elter, L. 29 die genotypische Anlage für Carunculastrich besitzen, die aber bei diesem infolge der übrigen genotypischen Konstitution phänotypisch nicht realisiert würde. Hier muss die nächste Generation entscheiden. Von einem Mikropylenstreifen ist auf der Samenschale der F_2 -Samen nichts wahrzunehmen. Da es in der zweiten Generation aber zu einer regelrechten Ausspaltung von Samentypen mit bzw. ohne Mikropylenstreifen kommt und da keine der Elternlinien und auch der Bastard diese Eigenschaft nicht zeigen, können wir schon jetzt annehmen, dass die Ausbildung des Mikropylenstreifens rezessiv bedingt wird, oder, wenn man so will, dass die Aus-

bildung dieses Merkmals von der Abwesenheit eines Hemmungsfaktors abhängig ist.

Die Spaltungszahlen für dieses letztere Merkmal sind in Tabelle 1 und in der schematischen Übersicht über die Aufspaltung in F_2 und F_3 nicht aufgenommen worden, da es sehr wahrscheinlich durch zwei Faktoren bedingt wird, wodurch wir es hier mit einer fünffaktoriellen Spaltung zu tun haben würden, für deren Klarlegung in allen Einzelheiten das jetzt vorliegende Material noch nicht ausreicht. Die in Frage stehenden Spaltungszahlen sollen im Texte mitgeteilt und erörtert werden.

Ausgenommen von dem eben erwähnten Merkmal sind die in F_2 erhaltenen Spaltungsergebnisse mit Hinsicht auf die Testafarbe der folgenden Tabelle zu entnehmen. Ausgehend von der oben für den Bastarden angegebenen Formel für Testafarbe: $CC Jj Gg$ haben wir in F_2 — unter der Voraussetzung dass die Heterozygoten von den Homozygoten nicht unterschieden werden können — eine Spaltung in vier verschiedenen Testafarben entsprechend den Formeln $CC JJ GG$, $CC JJ gg$, $CC jj GG$ und $CC jj gg$ zu erwarten.

Wenn wir einstweilen von der mit nur 5 unter 1507 Individuen ausspaltenden fünften Testafarbe Gelblich Weiss absehen ist dies auch eingetroffen. Den eben genannten Formeln entsprechend wurden — wiederum ohne Berücksichtigung der Heterozygoten — folgende Spaltungszahlen erhalten:

849 $CC JJ GG$: 281 $CC JJ gg$: 284 $CC jj GG$: 93 $CC jj gg$.

Umgerechnet auf die Kombinationszahl 16 erhalten wir entsprechend:

9,01 $CC JJ GG$: 2,98 $CC JJ gg$: 3,02 $CC jj GG$: 0,99 $CC jj gg$.

Die Werte für D/m betragen für diese Zahlen in gleicher Reihenfolge:

0,005 0,008 0,008 0,010

Wie aus den angeführten Zahlen ersichtlich ist, besteht hier klare bifaktorielle Spaltung mit geradezu ausgezeichneter Übereinstimmung zwischen den erwarteten und gefundenen Spaltungszahlen.

Auf Grund der hier festgestellten Spaltung können wir auf gewisse Wirkungen der in Frage stehenden Gene schliessen. Wie einleitend erwähnt worden ist, haben frühere Untersuchungen erwiesen, dass der Faktor C allein zusammen mit dem Grundfaktor für Testafarbe Geschwefeltes Weiss mit weissem Hilumrand verursacht. Alle von mir in Kreuzungen bisher erhaltenen Bohnentypen, die in bezug auf C sich als heterozygotisch erwiesen haben, haben marmorierte Testafarbe gezeigt. In Übereinstimmung mit der Heterozygotie von C ist diese nicht kon-

TABELLE 1. *Spaltungsergebnisse in F_2 der Kreuzung Nr. XVII: Linie 25 mit Testafarbe Bister und Carunculastrich \times Linie 29 mit Testafarbe Geschwefeltes Weiss ohne Carunculastrich.*

Nr.	Bister		Schamoiß	Steinfarbig		Geschwefeltes Weiss	Gelblich Weiss	Summe
	Mit Carunculastrich	Ohne Carunculastrich		Mit Carunculastrich	Ohne Carunculastrich			
10801	5	2	3	1	—	2	—	13
10802	8	8	6	1	—	3	—	26
10803	5	—	3	1	3	—	—	12
10804	3	4	1	—	—	1	—	9
10805	10	6	7	9	2	1	—	35
10806	2	—	—	1	—	—	—	3
10807	5	3	2	1	4	—	—	15
10808	15	14	9	9	4	6	1	58
10809	6	2	5	2	—	1	—	16
10810	13	7	6	2	2	3	—	33
10811	17	2	6	9	1	3	—	38
10812	6	1	3	—	—	—	—	10
10813	19	5	9	7	3	—	—	43
10814	7	3	3	2	—	1	—	16
10815	18	4	14	6	1	2	—	45
10816	17	4	7	3	2	3	—	36
10817	5	—	3	1	1	—	—	10
10818	13	5	5	3	1	1	—	28
10819	7	2	1	2	1	1	—	14
10820	11	3	9	2	1	1	—	27
10821	14	7	5	5	—	1	—	32
10822	4	2	1	—	—	2	—	9
10823	3	1	4	1	—	1	—	10
10824	14	5	5	4	—	2	—	30
10825	4	2	2	—	1	1	—	10
10826	2	—	1	5	2	—	—	10
10827	3	2	1	3	1	—	—	10
10828	4	3	3	3	1	2	—	16
10829	22	7	9	4	6	4	—	52
10830	5	2	5	2	1	2	—	17
10831	3	1	1	1	—	1	—	7
10832	6	2	—	1	—	—	—	9
10833	18	5	10	3	2	5	—	43
10834	13	3	4	4	2	3	—	29
10835	4	4	3	—	—	—	1	12
10836	17	1	4	1	3	1	—	27
10837	6	2	2	1	—	—	—	11
10838	3	2	—	1	1	—	—	7

Nr.	Bister		Schamois	Steinfarbig		Geschwe- feltes Weiss	Gelblich Weiss	Summe
	Mit Caruncu- lastrich	Ohne Caruncu- lastrich		Mit Caruncu- lastrich	Ohne Caruncu- lastrich			
10839	8	4	6	2	1	1	—	22
10840	19	2	5	5	1	—	—	32
10841	6	3	1	1	2	1	—	14
10842	1	2	1	—	1	1	—	6
10843	11	2	3	4	5	1	—	26
10844	10	4	5	3	—	1	—	23
11251	19	4	11	6	4	3	—	47
11252	19	4	10	7	3	4	—	47
11253	21	7	5	2	5	1	—	41
11254	15	7	7	11	4	2	1	47
11255	17	2	4	7	2	2	—	34
11256	37	4	9	6	2	7	—	65
11257	30	4	12	9	1	3	1	60
11258	35	1	12	9	1	3	1	62
11259	22	7	9	4	3	—	—	45
11260	28	2	8	9	4	2	—	53
11261	27	2	11	9	4	2	—	55
Summen:	662	187	281	195	89	88	5	1507
						93		
Erwartet:	635,10	212,00	283,00	212,00	70,65	94,25		—
D/m für 27:9:12:								
9:3:4	1,40	1,85	0,13	1,26	2,23	0,13		—

stant gewesen, sondern hat beständig in homozygotische einfarbige und heterozygotische marmorierte Typen aufgespaltet. Die Ergebnisse der hier besprochenen Kreuzung bestätigen dies insofern, als nach Kreuzung von zwei Linien, die beide das Gen *C* (natürlich in homozygotischer Dosis) enthalten, sowohl der Bastard wie die in F_2 und F_3 ausspaltenden Typen einfarbig gewesen sind.

Der Faktor *C* verursacht wie erwähnt keine Färbung des Hilumrandes, dieser erscheint demnach weiss. Wie einleitend angeführt bedingt das Gen *J* allein zusammen mit dem Grundfaktor *P* nicht nur rohseidengelbe Testafarbe sondern gleichzeitig auch bister gefärbten Hilumrand. *P*, *C* und *J* zusammen geben die Farbe Schamois mit gleichzeitig bister gefärbten Hilumrand. Kommt hierzu das Gen *G* wird diese Farbe in Bister mit dunkelbister Hilumrand umgewandelt. Bister Testafarbe entspricht also der Konstitution $PP CC JJ GG$. Da wir es in der hier behandelten Kreuzung mit einer Aufspaltung des Bastards

$PP\ CC\ Jj\ Gg$ zu tun haben, erhalten wir Gelegenheit festzustellen welchen Effekt das Gen G bei Anwesenheit von C hat. Das Gen G verursacht zusammen mit C (und P) die bisher unbekannte Testafarbe *Steinfarbig*, und überdies noch dunkel bister Hilumrand. Diesem Phänotypus kommt also die Formel $PP\ CC\ jj\ GG$ zu. Da C allein zusammen mit P keine Färbung des Hilumrandes bedingt, haben wir zu erwarten, dass die Ausbildung dieser Eigenschaft auch G allein zusammen mit P zukommt. Eine weitere Eigenschaft, die durch das Gen G verursacht zu sein scheint, ist die bereits erwähnte feine Punktierung der Samenschale. An neuen Samen tritt diese deutlicher an solchen mit Carunculastrich als an solchen ohne diesen auf. Bei ein Jahr alten und älteren Samen scheint in dieser Hinsicht aber kaum mehr ein Unterschied zu bestehen. Gleichzeitig wird auch die Farbe der Pünktchen dunkler.

Der eine der Eltern von Kreuzung Nr. XVII, L. 25, hat ein als Carunculastrich bezeichnetes Merkmal auf der Samenschale. Beim anderen Elter fehlt dieses, oder wird zufolge der übrigen genotypischen Konstitution phänotypisch nicht realisiert. Die auf F_1 erhaltenen Samen haben dieses Merkmal durchweg gezeigt. In F_2 kommt es, wie aus Tabelle 1 hervorgeht, zu einer Spaltung in Samentypen mit und ohne Carunculastrich. Dies gilt jedoch nicht für alle Testafarben, sondern nur für zwei, nämlich Bister und Steinfarbig. Auf Grund dieser Erscheinung, nämlich einer nur auf gewisse, durch das Gen G verursachte Testafarben begrenzten Realisierung des Carunculastriches können wir den Schluss ziehen, dass die Anwesenheit des Gens G hierfür Bedingung ist. Dieser Schlusssatz kann natürlich nur für die hier behandelten Genotypen gezogen werden. An welche Bedingungen die Realisierung eines Carunculastriches bei anderen Genotypen geknüpft ist, darauf kann hieraus nicht geschlossen werden. Erwähnt soll indessen schon hier werden, dass mir aus anderen komplizierter spaltenden Kreuzungen auch Typen mit Carunculastrich in ganz anderen Farben bekannt sind.

Die in Tabelle 1 mitgeteilten Spaltungszahlen zeigen, dass das Merkmal Carunculastrich eine dominierende Eigenschaft ist. Sowohl für die Testafarbe Bister wie für Steinfarbig scheint in F_2 eine einfaktorielle Spaltung vorzuliegen. Die Spaltung Steinfarbig mit Carunculastrich : Steinfarbig ohne Carunculastrich zeigt eine etwas stärkere Abweichung von dem idealen Spaltungsverhältnis 3 : 1, ist indessen noch hierfür signifikativ. In bezug auf die Sicherheit der Beurteilung des Merkmals An- bzw. Abwesenheit von Carunculastrich sei erwähnt, dass man bei steinfarbigem Samen diesbezüglich niemals in Zweifel kommen kann. Entweder ist von einem Carunculastrich nichts wahrzunehmen oder er

ist sehr deutlich, von dunkelbister Farbe. Vergleiche hierzu Fig. 4. Bei der Testafarbe Bister ist dies jedoch oftmals recht schwierig zu entscheiden. Hier gibt es allerdings auch teils Samen mit sehr deutlichem und teils Samen ganz ohne Carunculastrich, aber es gibt auch eine nicht geringe Anzahl Proben, bei denen dieses Merkmal mehr oder weniger undeutlich ausgebildet erscheint. In solchen zweifelhaften Fällen muss eventuell eine dritte Generation zur Entscheidung herangezogen werden.

Für das für An- bzw. Abwesenheit von Carunculastrich verantwortliche Allelenpaar schlage ich die Bezeichnung *Ca—ca* vor.

Aus der für die in F_2 erhaltenen Spaltungsresultate mitgeteilten Tabelle geht des weiteren hervor, dass ausser den oben abgehandelten vier Testafarben noch eine weitere, fünfte, in sehr geringer Anzahl ausspaltete. Unter 1507 F_2 -Individuen wurden nämlich 5 gefunden, deren Samen eine Geschwefeltes Weiss ähnliche, aber von dieser doch distinkt verschiedene Testafarbe aufwiesen. Sie wurde oben als *Gelblich Weiss*, RC 13/3—4 beschrieben. Anfangs war ich geneigt diese Farbe als eine durch äussere Verhältnisse verursachte Modifikation von Geschwefeltes Weiss aufzufassen. Die in der dritten Generation erhaltenen Resultate lieferten indessen einen einwandfreien Beweis dafür, dass hier eine von Geschwefeltes Weiss sicher abweichende, genotypisch bedingte Farbe vorlag. In F_3 konnte nämlich teils festgestellt werden, dass sämtliche Nachkommen von Pflanzen mit dieser Samenfarbe (im ganzen 17 Individuen) nur wiederum die Testafarbe Gelblich Weiss zeigten. Ferner wurde in F_3 konstatiert, dass ein Teil der Nachkommen der Individuen, die in F_2 Samen mit der Testafarbe Geschwefeltes Weiss gaben, in etwa 15 Geschwefeltes Weiss : 1 Gelblich Weiss spalteten. Wirklich erhalten wurde 34 Geschwefeltes Weiss : 2 Gelblich Weiss. Dieses Verhältnis stimmt sehr gut mit einer bifaktoriellen Spaltung nach 15 : 1. D/m beträgt hierfür 0,17. Ein hiermit übereinstimmendes Spaltungsverhältnis ist auch in F_2 gefunden worden. Der vorstehenden Tabelle entnehmen wir hierfür das folgende Spaltungsverhältnis:

88 Geschwefeltes Weiss : 5 Gelblich Weiss.

Berechnet für 15 : 1 erhalten wir für D/m den Wert von 0,36, der sehr gute Übereinstimmung anzeigt. Einen Versuch zur Erklärung dieser Spaltung in bezug auf teilnehmende Faktoren wollen wir im Zusammenhang mit der unten zu besprechenden Ausspaltung in F_2 und F_3 von Samen mit Mikropylenstreifen machen.

Bei der Besprechung der ersten Generation ist erwähnt worden, dass weder die beiden Elternlinien noch die auf F_1 erhaltenen, also in bezug auf Testafarbe heterozygotischen Samen einen Mikropylenstreifen ge-

zeigt haben. In der zweiten Generation haben indessen die Individuen mit den beiden Testafarben Bister und Schamois überdies in bezug auf das Merkmal Mikropylenstreifen gespalten. Samen mit den drei übrigen Testafarben Steinfarbig, Geschwefeltes Weiss und Gelblich Weiss mit Mikropylenstreifen haben dagegen nicht ausgespalten. Oben ist festgestellt worden, dass es nur bei der Anwesenheit des Faktors *G* zur Ausbildung eines Carunculastriches gekommen ist. Hier scheint ein Gegenstück hierzu mit Hinsicht auf den Mikropylenstreifen vorzuliegen. Dieser ist nämlich nur bei solchen Samentypen realisiert worden, die den Faktor *J* für Testafarbe enthalten. Wir erinnern uns daran, dass die Konstitution *PP CC JJ GG* Bister und *PP CC JJ gg* Schamois entspricht; beide enthalten also den Faktor *J*, während den übrigen drei Testafarben Steinfarbig, *PP CC jj GG*, Geschwefeltes Weiss und Gelblich Weiss *PP CC jj gg* dieser Faktor fehlt. Erwähnt soll ferner werden, dass mir auch Samen mit der Testafarbe Rohseidengelb, *PP cc JJ gg*, mit und ohne Mikropylenstreifen bekannt sind, was hiermit gut in Einklang steht.

Für die Ausspaltung von Samen mit Mikropylenstreifen wurden in der zweiten Generation folgende Zahlen erhalten. Für die 281 in der vorstehenden Tabelle angeführten Individuen mit *Schamois*-Samen:

200 Schamois ohne Mikropylenstreifen : 81 Schamois mit Mikropylenstreifen. Diese Zahlen stehen ziemlich gut mit einer monofaktoriellen Spaltung in Einklang. D/m für das Spaltungsverhältnis 3 : 1 beträgt 1,44. Die Eigenschaft Mikropylenstreifen ist also eine rezessive Eigenschaft, die im vorliegenden Falle monofaktoriell bedingt zu sein scheint. Das hierfür verantwortliche Allelenpaar will ich durch die Symbole *Mi—mi* bezeichnen. Der Faktor *Mi* verhindert also hier die Ausbildung eines Mikropylenstreifens.

An den Samen mit der Testafarbe Bister spaltete das Merkmal Mikropylenstreifen indessen in ganz anderer Weise. Aus der mitgeteilten Tabelle entnehmen wir, dass in *F*₂ im ganzen 849 bister Samen ausgespalten haben. Von diesen hatten 662 Carunculastrich, die übrigen 187 waren ohne dieses Merkmal. Zu einer Ausspaltung von Samen mit Mikropylenstreifen kam es nun nur innerhalb der ersten Gruppe, Samen ohne Carunculastrich zeigten hier also niemals das Merkmal Mikropylenstreifen. Die 662 Samen mit Carunculastrich zeigten diesbezüglich folgende Spaltung:

618 ohne Mikropylenstreifen : 44 mit Mikropylenstreifen.

Diese Spaltung steht in guter Übereinstimmung mit dem bifaktoriellen Verhältnis 15 : 1. D/m beträgt hierfür 0,36. Zur Erklärung dieser Spal-

tungserscheinung ist die Annahme eines weiteren — einstweilen hypothetischen — Faktors für die Ausbildung des Merkmals Mikropylenstreifen erforderlich, den ich mit *Mia—mia* bezeichnen will. Die endgültige Feststellung dieses letzteren Faktors und seiner Wirkung auf verschiedene Genotypen erfordert natürlich weitere Untersuchungen in besonders hierzu ausgeführten Kreuzungen.

Wir haben nun zwei bzw. drei Allelenpaare (*Ca—ca*, *Mi—mi* und *Mia—mia*) kennen gelernt, die für die Ausbildung der Merkmale Carunculastrich bzw. Mikropylenstreifen verantwortlich sind. Des weiteren hat sich herausgestellt, dass diese Allelenpaare auf die drei Testafarben Bister, Schamois und Steinfarbig keine irgendwie farbenveränderte Wirkung zu besitzen scheinen. In bezug auf die übrige Farbe Geschwefeltes Weiss wurde aber gefunden, dass ein Teil der Nachkommen von F_2 -Individuen mit dieser Samenfarbe in F_3 im Verhältnis 15 Geschwefeltes Weiss : 1 Gelblich Weiss spalteten. Auch für F_2 , wo unter 1507 Individuen 5 mit der Testafarbe Gelblich Weiss erhalten worden sind, ist das Verhältnis der genannten beiden Farben sehr nahe mit 15 : 1 übereinstimmend. Es erscheint da wohl die Annahme ganz natürlich, dass die Ausbildung der Testafarbe Gelblich Weiss durch den Einfluss von zwei der drei erwähnten Allelenpaare *Ca—ca*, *Mi—mi* bzw. *Mia—mia* in rezessiver Dosis auf den Genotypus *PP CC jj gg* für Geschwefeltes Weiss zustande kommt. Welche Kombination der erwähnten Allelenpaare hierfür verantwortlich zu machen ist, kann auf Grund des vorliegenden Materials nicht entschieden werden. Kreuzungen von Gelblich Weiss mit Schamois mit und ohne Mikropylenstreifen sowie Steinfarbig mit und ohne Carunculastrich werden dies dartun.

Zur besseren Übersicht über die Aufspaltung mit Hinsicht auf die drei Faktoren *J*, *G* und *Ca* teile ich hier unten (S. 18) schliesslich ein Spaltungsschema für F_2 und F_3 mit.

Die auf Grund dieses Schemas zu erwartenden Spaltungsverhältnisse in F_2 stimmen gut mit den in der mitgeteilten Tabelle angeführten, wirklich erhaltenen Zahlen überein. Auch die in der dritten Generation an zusammen etwa 1400 Individuen gefundenen Spaltungszahlen stehen mit den auf Grund des Schemas zu erwartenden im Einklang. Von einer Mitteilung sämtlicher in F_3 erhaltener Spaltungszahlen nehme ich Abstand, da die Individuenanzahl eine zu geringe gewesen ist um für die Spaltung jedes in F_2 vorkommenden Genotypus signifikative Zahlen vorzulegen. Einige der wichtigsten Ergebnisse in bezug auf Testafarbe seien jedoch kurz erwähnt.

Individuen mit Gelblich weiss-Samen (17 Ind.) haben in dieser Hin-

[illegible]

sicht nur konstante Nachkommen gegeben. Nachkommen nach Geschwefeltes Weiss sind teils konstant geblieben (58 Ind.), teils haben sie nach 15 Geschwefeltes Weiss : 1 Gelblich Weiss gespaltet (34 : 2). Nachkommen nach Steinfarbig ohne Carunculastrich sind teils konstant geblieben (22 Ind.), teils haben sie nach 3 Steinfarbig : 1 Geschwefeltes Weiss gespaltet (11 : 4). Nachkommen nach Steinfarbig mit Carunculastrich sind teils konstant geblieben (28 Ind.), teils haben sie nach 3 Steinfarbig mit Carunculastrich : 1 Geschwefeltes Weiss (46 : 18), teils nach 9 Steinfarbig mit Carunculastrich : 3 Steinfarbig ohne Carunculastrich : 4 Geschwefeltes Weiss gespaltet (12 : 5 : 4). Nachkommen nach Schamois mit Mikropylenstreifen sind teils konstant geblieben (44 Ind.), teils haben sie nach 3 Schamois mit Mikropylenstreifen : 1 Geschwefeltes Weiss gespaltet (32 : 14). Nachkommen nach Schamois ohne Mikropylenstreifen haben teils nach 3 Schamois ohne : 1 Schamois mit Mikropylenstreifen gespaltet (71 : 19), teils haben sie nach 9 Schamois ohne : 3 Schamois mit Mikropylenstreifen : 4 Geschwefeltes Weiss gespaltet (47 : 10 : 15) und teils sind sie konstant geblieben (21 Ind.). Für eine Demonstration der Aufspaltung der zahlreichen Genotypen von Bister mit und ohne Carunculastrich bzw. Mikropylenstreifen in F_3 ist das Material wie erwähnt zu klein.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Es wird die Kreuzung zwischen einer Linie mit der Testafarbe Bister mit Carunculastrich, *PP CC JJ GG CaCa Mi Mi (Mia Mia)* mit einer mit der Testafarbe Geschwefeltes Weiss ohne Carunculastrich, *PP CC jj gg caca mi mi (mia mia)* analysiert.

2. Die Spaltung in F_2 ist in bezug auf die unter 1. erwähnten Faktoren *J*, *G* und *Ca* klar dreifaktoriell. Es spaltet hier die bisher unbekannte, durch den Genotypus *PP CC jj GG* bedingte Testafarbe Steinfarbig aus.

3. Das hier zuerst analysierte Merkmal Carunculastrich, verursacht durch das Gen *Ca*, wird bei den hier in Frage stehenden Genotypen nur bei Anwesenheit von *G* phänotypisch realisiert, ist dominant und spaltet monohybrid.

4. In F_2 der hier behandelten Kreuzung spalten überdies Samentypen mit einem neuen, bisher genetisch nicht analysierten Merkmal, Mikropylenstreifen, aus. Dieses Merkmal erweist sich als rezessiv und wird durch ein bzw. zwei Allelenpaare, *Mi—mi* und *Mia—mia* bedingt. *Mi* und *Mia* können als Hemmungsfaktoren für die Ausbildung dieses Merkmals aufgefasst werden.

5. Das Merkmal Mikropylenstreifen wurde bei den hier untersuchten Genotypen nur bei Anwesenheit von *J* phänotypisch realisiert.

6. In F_2 spaltete überdies noch eine weitere bisher genetisch nicht analysierte Testafarbe, Gelblich Weiss, in geringer Anzahl (5 unter 1507 Individuen) aus. Diese Farbe bleibt in F_3 konstant, spaltet aber in F_4 aus Nachkommen von Geschwefeltes Weiss, *PP CC jj gg*, im Verhältnis von 15 : 1 aus. Verfasser erklärt die Ausbildung der Testafarbe Gelblich Weiss durch den Einfluss von zwei der drei Gene *ca*, *mi* bzw. *ma* in rezessiver Form.

7. Das Fehlen von heterozygotisch marmorierten Samen in dieser Kreuzung bestätigt die von KOOIMAN (1920) zuerst gemachte Annahme, die vom Verf. später (LAMPRECHT 1932 a) erhärtet worden ist, dass für die Ausbildung dieser Eigenschaft die Anwesenheit des Faktors *C* in heterozygotischer Dosis erforderlich ist.

ZITIERTE LITERATUR.

1. KOOIMAN, H. N. 1920. Over de erfelykheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. — Utrecht.
2. LAMPRECHT, H. 1932 a. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. I. Zur Vererbung der Testafarbe. — Hereditas XVI, 169—211.
3. — 1932 b. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. II. Über Vererbung von Hülsenfarbe und Hülsenform. — Hereditas XVI, 295—340.

ZUR GENETIK VON PHASEOLUS VULGARIS

IV. STUDIEN ÜBER GENENKOPPELUNG, MIT EINEM FALL VON ERBLICH BEDINGTEM WECHSELNDEN CROSSOVERPROZENT

VON HERBERT LAMPRECHT

STAATLICHES FORSCHUNGSMUSEUM FÜR GEMÜSEBAU, ALNARP, ÅKARP

SO WIE ich in der genetischen Literatur habe feststellen können, sind Koppelungserscheinungen bei *Phaseolus vulgaris* bisher nur von K. TJEBBES (1931) veröffentlicht worden. Genannter Verfasser hat l. c. zwei Koppelungsgruppen aufgestellt.

Die erste Koppelungsgruppe umfasst die drei Faktorenpaare $B-b$, $R-r$ und $S-s$. Von diesen Faktoren ist B ohne Zweifel identisch mit meinem Faktor C . Bei Anwesenheit des Grundfaktors P für Testafarbe verursacht C die Testafarbe Geschwefeltes Weiss, aber keine Färbung des Hilumrandes, d. h. dieser ist weiss. Bohnen mit C in heterozygotischer Dosis sind — soweit bisher festgestellt — stets marmoriert. Diesbezüglich sowie mit Hinsicht auf die nähere Beschreibung dieser Testafarbe und die Wahl des Symbols C anstatt B für diesen Faktor sei auf LAMPRECHT 1932 a verwiesen. Der zweite Faktor, R , ist gleichfalls ein Farbfaktor und verursacht allein sowie zusammen mit verschiedenen Kombinationen der übrigen Faktoren für Testafarbe eine Serie von rötlichen, roten bis zu purpurnen Tönen der Samenschale. Der dritte Faktor schliesslich, S , bedingt eine konstante Fleckigkeit der Samenschale, wobei die dunklere Farbe auf hellerem Grunde der Testa in der Form von longitudinalen Flecken und Streifen verteilt ist.

In einer Kreuzung zwischen einer »orange-braunen« (= bister) einfarbigen Bohnensorte und einer rotgestreiften Varietät hat TJEBBES (1921 u. 1931) in F_1 marmoriert orange-braune und gleichzeitig rotgestreifte Samen erhalten. Unter den etwa 2500 Nachkommen in dieser Kreuzung — das Originalmaterial ist nicht oder nur zu geringem Teil veröffentlicht — wurden nur zweimal einfarbig rote Samen erhalten. Dieses Ergebnis spricht für ein sehr seltenes Auftreten der Gameten CRs und cRs . Resultate, die für eine starke Koppelung der drei in Rede stehenden Gene sprechen, hat TJEBBES noch in weiteren vier Kreuzungen erhalten, in denen diese Gene zum Teil in anderen Kombina-

tionen eingeführt worden sind. Es dürfte demnach als sicher zu erachten sein, dass die in Rede stehenden drei Gene *C*, *R* und *S* sehr nahe aneinander im gleichen Chromosom liegen. Auf Grund der mitgeteilten Zahlen dürfte mit einem Crossoverprozent von weniger als 1 % zu rechnen sein.

Die zweite in der erwähnten Arbeit von TJEJBES (1931) mitgeteilte Koppelungsgruppe bezieht sich auf die zwei Faktorenpaare *C—c* und *G—g*. TJEJBES' Faktor *C* ist identisch mit meinem Faktor *G*. Dieser Faktor verursacht die Umwandlung der durch den Genotypus *PP CC JJ* bedingten Testafarbe Schamois in Bister, der also die Formel *PP CC JJ GG* zukommt. TJEJBES' Faktor *G* ist identisch mit meinem Faktor *Vi*. Das Allelenpaar *Vi—vi* liegt der Ausbildung der Hülsenfarben grün—gelb zugrunde. In bezug auf die Wahl der Symbole *G* und *Vi* sowie hinsichtlich anderer durch diese Genen verursachten Eigenschaften, die hier nicht in Betracht kommen, vergleiche LAMPRECHT 1932 a, b und c.

Der Aufstellung der Koppelungsgruppe *G—Vi* liegen Spaltungsresultate in *F*₂ und *F*₃ nach Kreuzung von »Sutton's Prolific« mit einer reinen Linie aus einer »Braunen Bohne« zugrunde. Die beiden Eltern sollen sich in bezug auf Testafarbe nur im Allelenpaar *G—g* unterscheiden. Die Braune Bohne hat grüne, Sutton's Prolific gelbe Hülsenfarbe. Bei unabhängiger Vererbung der in Frage stehenden Gene haben wir in *F*₂ folgende Spaltung zu erwarten:

$$\begin{array}{ccccccc} & \text{Bister} & & \text{Bister} & & \text{Schamois} & & \text{Schamois} \\ 9 & \text{grünhülsig} & : 3 & \text{gelbhülsig} & : 3 & \text{grünhülsig} & : 1 & \text{gelbhülsig} \end{array}$$

oder bei Verwendung der Symbole $9 G Vi : 3 G vi : 3 g Vi : 1 g vi$.

TJEJBES ist in *F*₂ seiner Kreuzung zu folgenden Ergebnissen gekommen:

Gefunden:	76	<i>G Vi</i> : 24	<i>G vi</i> : 22	<i>g Vi</i> : 14	<i>g vi</i>
Erwartet:	76,5	» : 25,5	» : 25,5	» : 8,5	»
D/m für 9 : 3 : 3 : 1	0,09	0,33	0,77	1,95	

Und ganz ähnliche Resultate sind mit den in bezug auf diese Gene in *F*₃ spaltenden Nachkommen erhalten worden. Werden die in *F*₂ und *F*₃ sich hierfür ergebenden Spaltungszahlen vereinigt, resultiert folgendes Verhältnis:

Gefunden:	299	<i>G Vi</i> : 68	<i>G vi</i> : 67	<i>g Vi</i> : 34	<i>g vi</i>
Erwartet:	224,44	» : 74,81	» : 74,81	» : 24,94	»
D/m für 9 : 3 : 3 : 1	0,45	0,87	1,00	2,07	

Wie aus den Spaltungszahlen hervorgeht, lassen sich diese gut mit dem bifaktoriellen Verhältnis $9 : 3 : 3 : 1$ in Einklang bringen, ohne dass hier Koppelung angenommen zu werden braucht. Die für D/m erhaltenen Werte sind auch durchweg signifikativ; sie variieren zwischen 0,09 und 2,07. Damit soll natürlich nicht behauptet werden, dass hier eine Koppelung ausgeschlossen erscheint. Um dies jedoch sicher festzustellen bedarf es weiterer Untersuchungen mit grösserem Material. Bei einer Berechnung des Crossoverprozentes für die in F_2 erhaltenen Spaltungszahlen resultiert 40,79 %, für die von F_2 und F_3 vereinigten Spaltungszahlen 43,88 %.

Auch in zwei von meinen Kreuzungen (Nr. II und IV) ist es in F_3 und F_4 (in gewissen Familien) zu einer Spaltung in bezug auf die erwähnten beiden Allelenpaare gekommen. Aus Kreuzung II können hierfür folgende Zahlen angeführt werden:

Gefunden:	63	$G Vi : 26$	$G vi : 25$	$g Vi : 6$	$g vi$
Erwartet:	67,5	» : 22,5	» : 22,5	» : 7,5	»
D/m für $9 : 3 : 3 : 1$	0,80	0,82	0,59	0,57	

Diese Zahlen dürften genügen um darzutun, dass wir es im vorliegenden Falle sehr wahrscheinlich mit unabhängiger Vererbung zu tun haben. Um sicher zu gehen sollen dieses Jahr in bezug auf G und Vi spaltende Nachkommen in grösserer Anzahl ausgesät werden.

In der vorliegenden Arbeit sollen die Spaltungsresultate von Kreuzungen mitgeteilt werden, auf Grund deren man berechtigt ist wenigstens eine weitere Koppelungsgruppe für *Phaseolus vulgaris* anzunehmen. Bevor über die Kreuzungsergebnisse berichtet wird sollen die hier spaltenden Eigenschaften und die zur Berechnung des Crossoverprozentes benutzten Formeln kurz erörtert werden.

HIER SPALTENDE EIGENSCHAFTEN UND BENUTZTE BERECHNUNGSFORMELN.

Die unten zu besprechenden Spaltungsresultate beziehen sich teils auf Hülseneigenschaften, teils auf Sameneigenschaften. Von Hülseigenschaften kommen folgende in Betracht.

Die Hülsenfarbe. — Bisher sind vier verschiedene Hülsenfarben genetisch analysiert worden. Grün, gelb, schwach grünlich silbergrau und weiss. Von Grün kommen mehrere erblich bedingte Nuancen vor, die aber genetisch noch nicht untersucht sind. Die beiden Farben Grün und Gelb werden durch ein Allelenpaar $Vi-vi$ bedingt, spalten demnach monohybrid. Grün ist über Gelb anscheinend vollkommen dominant.

Die Spaltung in bezug auf diese Eigenschaft ist von mir in zusammen neun Kreuzungen mit insgesamt ungefähr 16000 Individuen untersucht worden (LAMPRECHT 1932 b). Die dort mitgeteilten Ergebnisse haben die Monohybridie der in Rede stehenden Spaltung ganz ausser Zweifel gestellt, aber ausserdem dargetan, dass bei grossen Spaltungszahlen in den meisten Kreuzungen ein gewisses kleines Defizit an gelbhülsigen Individuen konstatiert werden kann. Dies versucht Verfasser durch einen schwächenden pleiotropen Effekt von *g* auf die Widerstandsfähigkeit der keimenden Samen bzw. der Keimpflanzen in jüngstem Stadium gegen ungünstige äussere Einflüsse zu erklären, welcher schwächende Effekt aber in gewissen Fällen durch eine andere genotypische Konstitution neutralisiert werden können soll. Auf den in Frage stehenden geringen Ausfall an gelbhülsigen Individuen wird unten bei der Besprechung der Kreuzungsergebnisse zurückgekommen werden. Ausser dem Faktorenpaar *Vi—vi* ist vor kurzem ein weiteres für die oben genannten Farben Grünlich Silbergrau und Weiss durch CURRENCE (1931) festgestellt worden, welches hier indessen nicht in Betracht kommt.

Einfach gewölbte und eingeschnürte reife Hülse. — Die Spaltung dieses Eigenschaftspaares ist auf mehrere Faktoren zurückzuführen, was von mir in einer eingehenderen Untersuchung l. c. dargetan worden ist. Die einfach gewölbte Hülse dominiert über die eingeschnürte. Für die Spaltung dieser beiden Eigenschaften sind bisher nicht weniger als vier verschiedene Spaltungsverhältnisse gefunden worden, nämlich 3 : 1, 9 : 7, 15 : 1 und 63 : 1. Zur Erklärung dieser Spaltungsverhältnisse wurden vier Genpaare angenommen. *Fa* ein Faktor, dessen Anwesenheit erforderlich ist, wenn es überhaupt zur Ausbildung einer einfach gewölbten reifen Hülse kommen soll. Er wirkt also als Grundfaktor. Sein Charakter als Grundfaktor ist sehr wahrscheinlich gemacht, aber noch nicht exakt bewiesen (vgl. LAMPRECHT 1932 b, S. 314—316). Ferner gibt es drei Faktoren, *Fb*, *Fc* und *Fd*, die je für sich allein, aber nur bei Anwesenheit von *Fa* die Ausbildung einer einfach gewölbten, reifen Hülse verursachen. In der vorliegenden Arbeit kommt nur das Spaltungsverhältnis 9 einfach gewölbte : 7 eingeschnürte Hülsen in Betracht. Die den Elternlinien wahrscheinlich zukommende Konstitution in dieser Hinsicht soll bei den Kreuzungen erörtert werden.

Gerade und gekrümmte Hülse. — Die Eigenschaft gerade Hülse dominiert fast vollkommen über gekrümmte Hülse. Dieses Eigenschaftspaar wird gleichwie das vorherige durch mehr als ein Faktorenpaar vererbt. Bisher sind folgende Spaltungsverhältnisse konstatiert worden:

3 : 1, 9 : 7 und 15 : 1. Verfasser hat daher in seiner Untersuchung über die Vererbung der Hülseneigenschaften (1932 b) eine ähnliche Erklärung wie für die Vererbung des Eigenschaftspaares einfach gewölbte und eingeschmürte reife Hülse angenommen. *Da* soll ein Faktor sein, dessen Anwesenheit erforderlich ist, wenn es überhaupt zur Ausbildung von geraden Hülsen kommen können soll. *Da* soll demnach als Grundfaktor fungieren. Sein Charakter als Grundfaktor ist noch nicht einwandfrei erwiesen, wohl aber wahrscheinlich gemacht. *Db* und *Dc* sind zwei Faktoren, von denen jeder für sich allein schon die Ausbildung einer geraden Hülse verursachen soll. In vorliegender Arbeit kommen die Spaltungsverhältnisse 3 : 1 und 9 : 7 in Betracht.

Elliptischer und runder Hülsenquerschnitt. — Diese Eigenschaften beziehen sich auf die grüne Hülse, wo diese gerade ihre volle Länge erreicht hat, wo aber die Samen noch so klein sind, dass sie die Form des Querschnittes derselben nicht beeinflussen. Der elliptische Querschnitt dominiert anscheinend vollkommen über den runden. Bisher sind für dieses Eigenschaftspaar zwei Spaltungsverhältnisse konstatiert worden, nämlich 3 : 1 und 15 : 1. Dies spricht dafür, dass für die Ausbildung des elliptischen Hülsenquerschnittes zwei Faktoren verantwortlich sind, von denen schon jeder allein die Ausbildung dieser Eigenschaft bedingt. Es werden demnach nur die doppeltrezessiven Genotypen runden Querschnitt aufweisen. Verfasser hat (1932 b) für die zwei in Rede stehenden Faktoren die Bezeichnungen *Ea* und *Eb* vorgeschlagen. In den unten zu besprechenden Kreuzungen kommen beide erwähnten Spaltungsverhältnisse vor.

Brechbohnen- und Schwertbohmentypus. — In bezug auf nähere Charakterisierung dieser beiden Hülsentypen sei auf meine oben zitierte Arbeit verwiesen. Hier sei kurz folgendes angeführt. Der Brechbohmentypus dominiert vollkommen über den Schwertbohmentypus. Charaktere, durch die ein in bezug auf diese Eigenschaften heterozygotisches Individuum vom homozygoten Brechbohmentypus unterschieden werden könnte, sind wenigstens bisher nicht gefunden worden. Für dieses Eigenschaftspaar sind in mehreren Kreuzungen die beiden Spaltungsverhältnisse 3 : 1 und 15 : 1 festgestellt worden. Auf Grund dieser sind vom Verfasser zwei Faktoren angenommen worden, *Ia* und *Ib*, von denen schon jeder allein die Ausbildung des Brechbohmentypus veranlasst.

In einigen weiteren Kreuzungen sind für die Spaltung dieser Eigenschaften indessen weniger klare Spaltungsverhältnisse konstatiert worden. Es hat sich herausgestellt dass dies namentlich dann der Fall gewesen ist, wenn die beiden zur Kreuzung benutzten Elternlinien einen

grösseren Unterschied in bezug auf Hülsenbreite gezeigt haben, wodurch es dann in F_2 zu einer Aufspaltung in mehrere verschiedene Hülsenbreiten gekommen ist. In meiner früher zitierten Arbeit ist nachgewiesen worden, dass an der Spaltung der Hülsenbreite wenigstens zwei (wahrscheinlich mehrere) Faktoren beteiligt sind und dass in allen untersuchten Fällen (5 Kreuzungen mit annähernd 10000 Individuen) die schmalere Hülse über die breitere dominiert hat. Bei gleichzeitiger Spaltung in bezug auf Brech- und Schwerthohentypus und verschiedene Hülsenbreite hat sich nun herausgestellt, dass in der Regel ein wesentliches Defizit an schmalhülsigen Schwerthohentypen vorhanden war. Die Anzahl dieser letzteren war mehrmals geringer als die der normalbreiten Schwerthohentypen, trotzdem die schmalere über die breitere Hülse dominiert. Eine befriedigende Klarlegung der diesbezüglich herrschenden Vererbungsweise hat bisher nicht vorgelegt werden können. Es sei dies hier besonders angeführt, da unten eine Kreuzung mit solcher Spaltung (Nr. V) besprochen werden wird.

Testafarbe. — Ausser den nun kurz besprochenen Hülseigenschaften, kommen hier zwei Allelenpaare für Testafarbe in Frage. Hierher gehört der schon eingangs erwähnte Faktor C , der zusammen mit dem Grundfaktor P die Testafarbe Geschwefeltes Weiss mit weissem Hilumrand bedingt. Ein zweiter hier spaltender Faktor ist J , der allein zusammen mit P die Testafarbe Rohseidengelb mit bister Hilumrand verursacht. Bei gleichzeitiger Anwesenheit von C , J und P resultiert die Testafarbe Schamois mit bister Hilumrand.

Eine eingehendere Beschreibung der vorstehend kurz erwähnten Hülseigenschaften und Testafarben ist in LAMPRECHT 1932 a und b zu finden, wo auch die Methodik für die Beurteilung dieser Eigenschaften abgehandelt wird. Mit Hinsicht auf Sicherheit der Beurteilung der Eigenschaften sei hier folgendes erwähnt. Fehler bei der Beurteilung der Hülsenfarben grün—gelb erscheinen vollkommen ausgeschlossen. Auch für die beiden Eigenschaftspaare einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse sowie Brech- und Schwerthohentypus dürften fehlerhafte Beurteilungen nicht in Frage kommen. Hinsichtlich der Eigenschaften elliptischer—runder Hülsenquerschnitt ist zu beachten, dass die Beurteilung dieser Eigenschaften in nicht zu spätem Stadium erfolgt; sie muss an Hülsen erfolgen, in denen die Samen noch sehr klein sind, etwa 1 mm dick. Auch dies er bietet keine Schwierigkeiten, denn wenn auch die eine oder andere Hülse schon in der Entwicklung zu weit gekommen sein sollte, so sind doch stets auch jüngere, hierzu geeignete Hülsen vorhanden. Das Eigenschaftspaar gerade—

gekrümmte Hülse erbieht bei der Beurteilung bisweilen einige Schwierigkeiten. Dies beruht darauf, dass man mitunter Individuen mit mehr oder weniger unregelmässig geraden und unbedeutend gekrümmten Hülsen antrifft, was auf gewisse Milieuverhältnisse, wie Kontakt mit Zweigen der Pflanze u. a. beruht. Durch Kontrollé in F_3 hat festgestellt werden können, dass die hierbei gemachten Fehler 3 % der beurteilten Individuen nicht überschritten haben. Die F_2 -Resultate sind natürlich auf Grund des in F_3 erhaltenen ev. berichtigt worden.

Formeln zur Berechnung des Crossoverprozentos. — MAHBUB ALAM (1929) hat die verschiedenen bisher zur Berechnung des Crossoverprozentos vorgeschlagenen Formeln auf Grund der mit ihnen zu erhaltenden Resultate einem kritischen Vergleich unterzogen. Er gibt den beiden Methoden »Product ratio» (Verhältnis des Produktes der äusseren zu dem der inneren Glieder) und »Maximum likelihood» (Höchste Wahrscheinlichkeit), die praktisch genommen für alle Fälle von Crossover zu gleichen Resultaten führen, den Vorzug vor allen anderen. Dies ist übrigens schon früher von R. A. FISHER (1925) und R. A. FISHER und BALMAKUND (1928) hervorgehoben worden. Für die erste dieser beiden Methoden entwickelt MAHBUB ALAM l. c. Formeln zur Berechnung des Crossoverprozentos auch für eine Reihe von solchen Fällen, in denen eine Eigenschaft teils durch komplementäre Faktoren, teils durch mehr als einen Faktor schon je für sich bedingt ist.

Da in den von mir gefundenen Koppelungsgruppen die Spaltung eines Eigenschaftspaares in mehreren Fällen durch komplementäre Faktoren bzw. durch mehr als einen Faktor bedingt wird, habe ich zur Berechnung des Crossoverprozentos durchweg die Product-ratio-Methode verwendet. Für die Berechnung der Konstanten P, die einen Ausdruck für die Häufigkeit der vier Phänotypen a (= AB), b (= Ab), c (= aB) und d (= ab) darstellt, ergibt sich

$$P = \frac{ad}{bc}.$$

Für die Berechnung des Crossoverprozentos p bzw. $1 - p$ aus P kommen hier folgende fünf Fälle in Betracht:

1) Beide Eigenschaftspare werden durch je ein Allelenpaar bedingt; bei unabhängiger Vererbung wäre also das theoretische Spaltungsverhältnis 9 AB : 3 Ab : 3 aB : 1 ab zu erwarten. Für p^2 erhalten wir hier

$$p^2 = \frac{(P + 1) - \sqrt{3P + 1}}{(P - 1)} \quad (1)$$

2) Das eine Eigenschaftspaar wird durch ein Genenpaar bedingt, das zweite durch zwei, von denen schon jedes für sich die betreffende

Eigenschaft bedingt; bei unabhängiger Vererbung hätten wir also hier in F_2 das theoretische Spaltungsverhältnis 45 AB : 15 Ab : 3 aB : 1 ab zu erwarten. Hierfür ist

$$p^2 = \frac{(5P + 11) - \sqrt{(3P + 11)^2 + 60P}}{2(P - 1)} \quad (2)$$

3) Das eine Eigenschaftspaar wird durch zwei komplementäre Genenpaare bedingt, das zweite dagegen durch ein solches; bei unabhängiger Vererbung hätten wir hier also in F_2 das theoretische Spaltungsverhältnis 27 AB : 9 Ab : 21 aB : 7 ab zu erwarten. Hierfür ist

$$p^2 = \frac{(9P + 7) - \sqrt{(3P + 5)^2 + 192P}}{6(P - 1)} \quad (3)$$

4) Jedes der beiden Eigenschaftspaare wird durch zwei komplementäre Genenpaare bedingt; bei unabhängiger Vererbung hätten wir demnach in F_2 das theoretische Spaltungsverhältnis 81 AB : 63 Ab : 63 aB : 49 ab zu erwarten. Für dieses Verhältnis wird

$$p^2 = \frac{2[(9P + 2) - 2\sqrt{63P + 1}]}{9(P - 1)} \quad (4)$$

5) Das eine Eigenschaftspaar wird durch zwei komplementäre Genenpaare bedingt, das zweite dagegen durch zwei Faktoren schon je für sich; bei unabhängiger Vererbung wäre hier in F_2 das theoretische Spaltungsverhältnis 135 AB : 9 Ab : 105 aB : 7 ab zu erwarten. Hierfür ist

$$p^2 = \frac{(15P + 17) - 4\sqrt{(3P + 4)^2 + 15P}}{3(P - 1)} \quad (5)$$

Aus diesen Formeln erhält man dann p bzw. $1 - p$, welche Werte bekanntlich den Crossoverprozent angeben. Alle oben angeführten Formeln (1)–(5) haben nur Gültigkeit wenn Koppelung in beiden Geschlechtern vorkommt, was ja hier ausser Frage steht.

In bezug auf die Berechnung von P sei ferner folgendes erwähnt. In jenen Fällen, wo beide Eigenschaftspaare durch je ein Genenpaar bedingt sind, und die Spaltung für jedes dieser Paare klare Monohybridie anzeigt, wurden die in die Formel $P = \frac{ad}{bc}$ einzusetzenden Werte

für b und c ausgeglichen, d. h. b bzw. c wurde gleich $\frac{b+c}{2}$ gesetzt.

Unter den genannten Voraussetzungen halte ich diese Korrektur für berechtigt. Man kommt bei Benutzung derselben dem wirklichen Crossoverprozent sicherlich näher, wenn auch die Differenzen gegenüber den

ohne diese Korrektur erhaltenen Werten in der Mehrzahl der Fälle verhältnismässig gering sein werden.

DIE KOPPELUNGSGRUPPE EINFACH GEWÖLBTE — EINGESCHNÜRTE REIFE HÜLSE, GERADE—GEKRÜMMTE HÜLSE UND ELLIPTISCHER—RUNDER HÜLSENQUERSCHNITT.

Die Vererbung dieser drei gekoppelten Eigenschaftspaare ist von mir bisher in zwei Kreuzungen, Nr. V und XII, untersucht worden. Es wird hier von Eigenschaftspaaren und nicht von Genenpaaren gesprochen, da diese Eigenschaftspaare in mehreren Fällen teils durch komplementäre Faktoren, teils durch mehr als einen Faktor je für sich bedingt werden. Welche Faktoren hierfür in Frage kommen können, darauf soll bei der Erörterung der Spaltungsresultate eingegangen werden.

Kreuzung Nr. XII ist ausgeführt zwischen einer reinen Linie aus der französischen Brechbohnsensorte *de la Chine*, L. 29, und einer solchen aus der gleichfalls französischen Brechbohnsensorte *de Digoin*, L. 27. Die Ergebnisse dieser Kreuzung mit Hinsicht auf Testafarbe sowie die einzelnen Hülseneigenschaften für sich sind bereits in früheren Arbeiten (LAMPRECHT 1932 a und b) mitgeteilt worden, weshalb ich mich hier kurz fassen kann.

L. 29 ist eine typische Buschbohne, mittelfrüh, mit weissen Blüten. Ihre Hülsen sind gerade, kurz und von elliptischem Querschnitt. Sie haben grüne Farbe. Im reifen Zustande sind die Hülsen einfach gewölbt, ab und zu ein wenig »zerknittert« aber niemals mit eingeschnürten Hülsen zu verwechseln. Die Samen haben die Testafarbe Geschwefeltes Weiss mit weissem Hilumrand.

L. 27 ist gleichfalls eine typische Buschbohne, mittelfrüh, mit weissen Blüten. Ihre Hülsen sind gekrümmt, ziemlich kurz und haben runden Querschnitt sowie gelbe Farbe. Im reifen Zustande sind die Hülsen typisch eingeschnürt. Die Samen haben die Testafarbe Rohseidengelb mit bister Hilumrand.

An den F_1 -Individuen konnte folgendes festgestellt werden. Sie zeigten sich als typische mittelfrühe Buschbohnen mit weissen Blüten. Die Hülsen waren typisch gerade, ziemlich kurz und hatten elliptischen Querschnitt sowie grüne Farbe. Im reifen Zustand waren die Hülsen einfach gewölbt. Es dominierte also die gerade über die gekrümmte Hülse, der elliptische über den runden Hülsenquerschnitt, die grüne Hülsenfarbe über die gelbe und die einfach gewölbte über die einge-

schnürte reife Hülse. Die Samen zeigten die Testafarbe Schamois auf Rohseidengelb marmoriert. Der Testafarbe Schamois kommt, wie früher erwähnt worden ist, die Konstitution *PP CC Jj* zu. Sämtliche in bezug auf *C* heterozygotischen Individuen sind marmoriert, der Bastard *PP Cc Jj* demnach Schamois/Rohseidengelb. Im weiteren werden die marmorierten Typen unberücksichtigt gelassen, da sie für die Feststellung der gekoppelten Gene ohne Bedeutung sind.

Die in der zweiten Generation von Kreuzung XII erhaltenen, hier in Frage kommenden Spaltungsresultate sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt. Die in Tabelle 1 mitgeteilten Spaltungszahlen beziehen sich auf die drei Paare von Hülseneigenschaften: einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse, gerade—gekrümmte Hülse sowie elliptischer—runder Hülsenquerschnitt.

Für das erstgenannte Eigenschaftspaar wurde folgendes Spaltungsverhältnis erhalten:

Gefunden: 754 Indiv. mit einfach gewölbten : 593 Indiv. mit eingeschnürten Hülsen.

Erwartet: 758 Indiv. mit einfach gewölbten : 589 Indiv. mit eingeschnürten Hülsen.

D/m für $9 : 7 = 0,20$.

Wir haben hier eine Spaltung mit zwei komplementären Faktoren, die ausgezeichnete Übereinstimmung mit dem theoretischen Verhältnis $9 : 7$ zeigt.

Das Eigenschaftspaar gerade—gekrümmte Hülse hat folgende Spaltung ergeben:

Gefunden: 1023 Indiv. mit geraden Hülsen : 324 Indiv. mit gekrümmten Hülsen.

Erwartet: 1010,25 Indiv. mit geraden Hülsen : 336,75 Indiv. mit gekrümmten Hülsen.

D/m für $3 : 1 = 0,80$.

Hier haben wir klare monohybride Spaltung. Mit Hinsicht auf dieses Spaltungsverhältnis sei erwähnt, dass in F_2 ursprünglich 1056 gerade : 291 gekrümmte erhalten worden sind. Durch Untersuchung der Nachkommen in F_3 hat sich herausgestellt, dass 33 Individuen in F_2 fehlerhaft als mit geraden Hülsen klassifiziert worden waren. Die monohybride Spaltung wäre allerdings auch durch diese Fehler nicht in Frage gestellt worden. Die Beurteilung dieser Eigenschaft kann bisweilen, wie im vorigen Kapitel erwähnt worden ist, schwierig sein, da diese Eigenschaft

TABELLE 1. F_2 der Kreuzung Nr. XII. Spaltung mit Hinsicht auf gewölbte und eingeschnürte reife Hülse, gerade und gekrümmte grüne Hülse sowie elliptischen und runden Hülsenquerschnitt.

Nr.	Einfach gewölbte reife Hülse				Eingeschnürte reife Hülse				Summe Individuen
	Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		
	Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		
	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	
10631	7	—	—	—	3	—	—	2	12
10632	9	—	—	—	3	—	—	2	14
10633	4	—	—	—	—	—	—	—	4
10634	2	—	—	—	1	—	—	—	3
10635	21	—	3	—	11	1	1	5	42
10636	4	—	—	1	1	—	—	—	6
10637	5	—	—	—	1	1	—	1	8
10638	18	—	2	—	6	2	—	1	29
10639	5	—	—	—	2	—	—	—	7
10640	14	—	2	1	5	2	—	3	27
10641	2	—	—	—	—	1	—	—	3
10642	5	—	1	—	3	—	—	3	12
10643	5	—	—	—	—	1	—	3	9
10644	13	—	1	—	9	2	1	4	30
10645	6	1	1	—	2	2	—	6	18
10646	5	—	1	—	4	—	—	1	11
10647	2	1	—	—	2	—	—	2	7
10648	10	—	1	—	2	1	—	2	16
10649	11	1	—	1	3	—	—	—	16
10650	4	—	—	2	1	—	—	4	11
10651	4	1	—	—	—	1	—	2	8
10652	12	—	2	—	9	—	—	5	28
10653	4	—	—	—	—	—	—	—	4
10654	11	—	1	1	—	1	—	1	15
10655	6	—	—	—	3	1	—	6	16
10656	13	1	—	1	—	2	—	3	20
10657	14	—	—	—	1	2	—	1	18
10658	7	—	—	—	4	2	—	—	13
10659	10	—	1	—	6	—	—	—	17
10660	11	2	—	1	5	1	—	1	21
10661	5	1	—	—	1	1	—	1	9
10662	15	—	2	—	8	2	1	4	32
10663	2	—	—	—	2	1	—	1	6
10664	11	—	1	—	2	2	—	1	17
10665	8	—	1	2	9	—	—	8	28

Nr.	Einfach gewölbte reife Hülse				Eingeschnürte reife Hülse				Summe Individuen
	Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		
	Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		
	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	
10666	3	—	—	—	3	1	—	1	8
10667	2	—	—	—	4	—	—	2	8
10668	9	—	1	1	4	1	—	3	19
10669	4	—	—	—	—	1	—	—	5
10670	4	—	—	—	3	—	—	—	7
10671	6	1	1	1	6	2	—	2	19
10672	14	—	1	—	5	4	—	5	29
10673	14	—	2	2	12	5	—	8	43
10674	4	—	—	—	3	—	—	—	7
10675	8	—	—	—	9	2	2	8	29
10676	3	1	—	—	3	1	—	2	10
10677	13	2	1	—	2	2	—	7	27
10678	2	1	—	2	2	2	—	6	15
10679	6	—	—	1	—	—	—	1	8
10680	4	1	—	1	4	2	—	5	17
10681	2	—	—	—	3	1	—	3	9
10682	14	1	1	1	6	—	—	6	29
10683	4	—	—	—	—	1	—	—	5
10684	3	1	—	3	2	—	—	—	9
10685	19	—	3	2	4	2	—	6	36
10686	2	—	—	—	1	—	—	1	4
10687	7	1	—	—	1	—	—	1	10
10688	12	—	1	—	—	—	2	—	15
10689	14	1	—	—	3	4	1	2	25
10690	3	2	1	1	4	2	1	5	19
10691	13	1	—	2	5	3	—	7	31
11711	13	1	3	—	7	4	2	6	36
11712	10	—	1	—	5	1	—	3	20
11713	16	—	—	—	2	2	1	2	23
11714	14	1	—	1	2	4	2	7	31
11715	25	1	3	1	1	1	—	6	38
11716	20	—	2	—	4	2	4	4	36
11717	15	—	1	—	7	1	3	11	38
11718	15	—	1	—	3	1	1	5	26
11719	15	—	—	—	11	—	4	5	35
11720	10	—	1	—	7	4	1	8	31
11721	17	—	1	1	6	2	2	5	34
11722	10	—	—	1	5	—	—	3	19
Summen	654	24	45	31	258	87	29	219	1347

zu gewissem Teil modifikativ beeinflusst werden kann. Die Beurteilung der übrigen Hülseneigenschaften ist durch die in F_3 erhaltenen Resultate durchweg bestätigt worden.

Das dritte Eigenschaftspaar elliptischer—runder Hülsenquerschnitt hat folgende Spaltung ergeben.

Gefunden: 986 mit ellipt. Hülsenquerschnitt : 361 mit rundem Hülsenquerschnitt.

Erwartet: 1010,₂₅ mit ellipt. Hülsenquerschnitt : 336,₇₅ mit rundem Hülsenquerschnitt.

D/m für 3 : 1 = 1,₄₆.

Diese Zahlen zeigen klare monohybride Spaltung an.

Bei gleichzeitiger Berücksichtigung von zwei Eigenschaftsparen kommt man zu folgenden Resultaten. Um die Bezeichnungen zu vereinfachen benutze ich unten folgende der früher angeführten Faktorensymbole, also

Fa—*fa* für einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse,

Da—*da* für gerade—gekrümmte Hülse und

Ea—*ea* für elliptischer—runder Hülsenquerschnitt.

Für die beiden Genenpaare *Fa*—*fa* und *Da*—*da* erhält man:

Gefunden:	678	<i>Fa Da</i> :	76	<i>Fa da</i> :	345	<i>fa Da</i> :	248	<i>fa da</i>
Erwartet:	568, ₃	» :	189, ₄	» :	442, ₀	» :	147, ₃	»
D/m für 27 : 9 : 21 : 7	6, ₀₇		8, ₈₉		5, ₆₂		17, ₃₅	

Wie ersichtlich weichen die gefundenen Zahlen sehr stark von den erwarteten ab. Die Genenkombinationen der beiden Elternlinien, *Fa Da* und *fa da*, sind je mit ungefähr hundert Individuen überrepräsentiert. Die beiden Faktoren *Fa* und *Da* sind offenbar gekoppelt. Eine Berechnung des Crossoverprozents laut Formel (3) ergibt 17,₀₈ %.

Für die Eigenschaftspare einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse und elliptischer—runder Hülsenquerschnitt werden folgende Spaltungszahlen erhalten.

Gefunden:	699	<i>Fa Ea</i> :	55	<i>Fa ea</i> :	287	<i>fa Ea</i> :	306	<i>fa ea</i>
Erwartet:	568, ₃	» :	189, ₄	» :	442, ₀	» :	147, ₃	»
D/m für 27 : 9 : 21 : 7	7, ₂₂		11, ₅₂		8, ₉₉		15, ₂₅	

Auch in diesem Falle ist ganz offenbar, dass hier ziemlich starke Kopplung zwischen den in Frage stehenden Faktoren vorliegt. Die durch die beiden Elternlinien in die Kreuzung eingeführten Genenkombinationen kommen unter den Nachkommen in F_2 in viel zu grosser Anzahl vor.

TABELLE 2. F_2 der Kreuzung Nr. XII. Spaltung in bezug auf grüne und gelbe Hülsenfarbe, gewölbte und eingeschnürte reife Hülse sowie Testafarbe.

Nr.	Hülsenfarbe grün										Hülsenfarbe gelb										Summe Individuen
	Reife Hülse										Reife Hülse										
	einfach gewölbt					eingeschnürt					einfach gewölbt					eingeschnürt					
	Schmalbl.	Rohsel- dengelb.	Geschwe- feltes Weiss	Weiss		Schmalbl.	Rohsel- dengelb.	Geschwe- feltes Weiss	Weiss		Schmalbl.	Rohsel- dengelb.	Geschwe- feltes Weiss	Weiss		Schmalbl.	Rohsel- dengelb.	Geschwe- feltes Weiss	Weiss		
10631	2	1	—	—		2	2	1	—		1	—	—	—		—	—	—	—		9
10632	6	1	—	1		3	—	—	—		—	—	—	—		2	—	—	—		13
10633	2	1	—	—		—	—	—	—		—	—	—	—		—	—	—	—		3
10634	1	—	1	—		—	—	—	—		—	—	—	—		1	—	—	—		3
10635	9	3	5	1		7	3	2	—		2	1	—	—		2	3	—	—		38
10636	2	1	—	—		1	—	—	—		1	—	—	—		—	—	—	—		5
10637	1	2	—	—		—	1	—	—		2	—	—	—		1	1	—	—		8
10638	8	3	4	—		4	—	2	—		3	—	1	—		1	1	—	—		27
10639	2	1	1	—		1	—	—	—		1	—	—	—		—	—	—	1		7
10640	7	—	3	2		4	1	2	—		—	1	1	1		2	—	1	—		24
10641	1	—	1	—		—	—	1	—		—	—	—	—		—	—	—	—		3
10642	—	1	2	1		1	—	3	1		—	1	1	—		—	—	1	—		12
10643	3	1	—	—		1	—	1	—		1	—	—	—		1	—	1	—		9
10644	5	4	1	—		10	2	1	—		2	—	2	—		—	—	—	—		27
10645	3	1	—	—		2	1	2	1		2	1	1	—		—	2	—	1		17
10646	4	1	1	—		—	2	2	—		—	—	—	—		1	—	—	—		11
10647	1	1	1	—		—	1	—	—		—	1	—	—		1	—	—	—		6
10648	4	2	1	1		3	1	1	—		1	1	1	—		—	—	—	—		16
10649	5	1	3	2		—	—	—	—		1	1	1	—		1	—	1	—		16
10650	3	—	—	—		2	—	2	—		—	—	1	—		—	—	1	—		9
10651	2	—	—	—		1	—	—	1		1	—	—	1		—	—	1	—		8
10652	9	—	3	—		3	2	3	2		2	—	—	—		2	—	1	—		27
10653	1	1	—	—		—	—	—	—		2	—	—	—		—	—	—	—		4
10654	8	2	1	1		—	1	—	—		—	—	—	—		1	—	—	—		14
10655	—	1	—	—		4	2	1	—		1	1	1	—		3	—	—	—		14
10656	4	4	1	1		1	3	—	—		1	1	1	1		—	1	—	—		19
10657	4	2	3	3		3	1	—	—		—	1	—	—		—	—	—	—		17
10658	1	2	2	—		2	1	—	—		1	1	—	—		—	—	2	1		13
10659	5	2	2	—		1	1	1	1		1	—	1	—		2	—	—	—		17
10660	9	1	—	—		5	—	—	—		3	—	1	—		—	—	1	—		20
10661	2	1	1	1		2	—	—	—		—	—	—	—		1	—	—	—		8
10662	7	—	6	—		6	3	2	—		1	1	1	—		—	1	—	2		30
10663	1	—	—	—		3	—	1	—		—	—	—	—		—	—	—	—		6
10664	2	5	2	—		2	1	—	1		1	—	2	—		—	—	—	—		16
10665	6	2	—	—		9	2	1	1		3	—	—	—		2	—	2	—		28
10666	2	—	—	1		2	—	1	1		—	—	—	—		—	—	—	—		7
10667	2	—	—	—		3	3	—	—		—	—	—	—		—	—	—	—		8
10668	4	4	—	—		3	2	1	1		1	—	—	—		1	—	—	—		17
10669	3	—	—	1		—	—	—	—		2	—	—	—		—	1	—	—		7
10670	3	—	—	—		3	—	—	—		1	—	1	—		—	—	—	—		8
10671	2	2	2	—		2	3	1	3		—	1	—	—		—	—	—	1		17
10672	8	4	2	1		8	2	—	—		1	—	—	—		1	2	—	—		29
10673	7	3	1	1		10	2	3	—		3	—	—	—		5	2	—	1		38
10674	—	—	2	—		—	1	—	—		1	—	—	—		1	—	—	—		5
10675	5	2	1	—		4	3	2	4		2	—	1	—		3	2	1	1		31
10676	1	1	1	1		2	1	2	—		—	—	—	—		1	—	—	—		10
10677	6	2	3	3		6	1	—	3		—	—	—	—		1	—	—	—		25
10678	1	—	2	1		4	2	2	—		—	—	—	—		—	2	—	—		14
10679	1	1	2	—		—	1	—	—		1	1	1	—		—	—	—	—		8
10680	—	2	1	—		5	1	—	—		2	—	—	—		2	1	—	—		14
10681	—	—	5	—		2	1	1	1		1	1	—	—		—	—	—	1		13
10682	7	3	—	—		6	1	1	1		2	—	1	—		—	1	1	1		25
10683	2	1	—	—		—	1	—	—		—	—	1	—		—	—	—	—		5
10684	2	—	—	—		—	1	1	2		—	2	—	—		—	—	—	—		8
10685	10	2	7	1		2	3	—	—		5	—	1	—		1	1	—	1		34
10686	—	—	—	—		—	—	1	—		1	—	—	—		—	1	—	—		4
10687	3	3	1	1		1	—	—	—		—	—	—	—		1	—	—	—		10

Nr.	Hülsenfarbe grün						Hülsenfarbe gelb						Summe Individuen
	Reife Hülse						Reife Hülse						
	einfach gewölbt			eingeschnürt			einfach gewölbt			eingeschnürt			
	Schamols	Rohsel- dengelb	Geschwe- lles Weiss	Weiss	Schamols	Rohsel- dengelb	Geschwe- lles Weiss	Weiss	Schamols	Rohsel- dengelb	Geschwe- lles Weiss	Weiss	
10688	3	1	1	1	—	—	—	—	3	2	—	—	12
10689	7	3	2	1	4	2	—	—	1	1	—	—	23
10690	2	1	1	1	5	—	—	—	1	—	1	—	15
10691	4	2	2	—	5	2	—	—	4	1	1	—	28
11711	8	3	3	1	6	1	—	—	4	—	—	1	37
11712	7	2	—	1	5	1	—	—	1	—	1	—	19
11713	2	3	6	1	3	1	—	—	1	—	1	—	23
11714	9	1	1	1	5	1	—	—	—	1	1	1	32
11715	15	7	2	1	1	2	—	—	2	—	1	—	39
11716	11	3	4	—	5	1	—	—	1	2	1	—	38
11717	11	3	—	1	8	5	—	—	2	1	2	1	37
11718	9	—	2	2	6	1	—	—	1	1	—	1	27
11719	9	1	3	—	7	3	—	—	3	1	—	1	35
11720	5	—	3	2	9	3	—	—	—	1	1	—	31
11721	5	5	3	1	5	2	—	—	4	—	1	—	33
11722	5	1	1	1	3	—	1	—	3	—	1	—	19
Summen	311	114	109	40	223	85	70	34	92	32	29	5	1289

Die Gameten *Fa ea* und *fa Ea* sind ohne Zweifel in erheblich geringerer Anzahl als bei unabhängiger Vererbung aufgetreten. Eine Berechnung des Crossoverprozentos, für die hier auch Formel (3) in Betracht kommt, ergibt 10,37 %.

Da sich soeben herausgestellt hat, dass sowohl *Da* wie *Ea* sicher mit *Fa* gekoppelt ist, müssen die drei Gene *Fa*, *Da* und *Ea* offenbar im gleichen Chromosom gelegen sein. Wir haben daher zu erwarten dass auch zwischen den Genen *Da* und *Ea* Koppelung vorhanden ist. Dies ist auch der Fall, indem für das dritte Eigenschaftspaar gerade—gekrümmte Hülse und elliptischer—runder Hülsenquerschnitt folgende Spaltungszahlen resultieren.

Gefunden:	912	<i>Da Ea</i> : 111	<i>Da ea</i> : 74	<i>da Ea</i> : 250	<i>da ea</i>
Erwartet:	757,69	» : 252,56	» : 252,56	» : 84,19	»
D/m für 9 : 3 : 3 : 1	8,49	9,89	12,46	16,11	

Gleichwie in den oben besprochenen beiden Fällen finden wir, dass die durch die beiden Eltern in die Kreuzung eingeführten Genenkombinationen bei der Spaltung in F_2 in viel zu grosser Anzahl auftreten um mit unabhängiger Vererbung in Einklang gebracht werden zu können. Die beiden Gameten *Da ea* und *da Ea* sind in viel zu geringer Anzahl ausgebildet worden. Eine Berechnung des Crossoverprozentos für diese beiden Faktoren laut Formel (1) ergibt 14,73 %.

Die für die drei Faktorenpaare erhaltenen Crossoverprozente deuten auf einen hohen Grad von doppeltem Crossover. Diese Erscheinung soll indessen erst später gemeinsam mit den entsprechenden Resultaten von Kreuzung Nr. V diskutiert werden, in der die gleichen Genenpaare an der Spaltung teilnehmen.

In Kreuzung XII sind des weiteren die Spaltungsergebnisse für folgende drei Eigenschaftspare festgestellt worden: Hülsenfarbe grün—gelb, *Vi—vi*, Testafarbe Geschwefeltes Weiss—Weiss, *C—c* und Testafarbe Rohseidengelb—Weiss, *J—j* (*CJ* hat Schamois Testafarbe). Für diese drei Genenpaare sowie für das schon oben behandelte Paar *Fa—fa* für einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse sind die Resultate in Tabelle 2 zusammengestellt. Die dort mitgeteilten Zahlen werden darüber Aufschluss geben ob zwischen *Fa* und einem der drei Genen *Vi*, *C* und *J* Koppelung besteht. Die Individuenanzahl ist in dieser Tabelle etwas geringer als in Tab. 1, 1289 anstatt 1347, was darauf beruht, dass nicht alle Individuen, die Hülsen ausgebildet haben auch so gut ausgereifte Samen geliefert haben, dass diese in bezug auf Testafarbe hätten beurteilt werden können.

Für die Klarlegung der Frage ob die letztgenannten vier Faktoren *Vi*, *Fa*, *C* und *J* unabhängig voneinander vererbt werden dürfte es genügen die Spaltungsresultate für die drei Faktorenkombinationen *Vi—Fa*, *C—J* und z. B. *Fa—C* kurz anzuführen. Für die erste Kombination wurden folgende Resultate erhalten.

Gefunden:	574	<i>Vi Fa</i> : 412	<i>Vi fa</i> : 158	<i>vi Fa</i> : 145	<i>vi fa</i>
Erwartet:	543,80	» : 422,95	» : 181,27	» : 140,98	»
D/m für 27 : 21 : 9 : 7	1,70	0,65	1,87	0,36	

Aus den angeführten Zahlen geht klar hervor, dass wir es hier mit unabhängiger Vererbung der beiden Faktoren *Vi* und *Fa* zu tun haben. Die Werte für D/m für das Spaltungsverhältnis 27 : 21 : 9 : 7 sind durchweg signifikativ.

Für die Aufspaltung der beiden Faktoren für Testafarbe *C* und *J* resultieren folgende Proportionen.

Gefunden:	696	<i>C J</i> : 235	<i>C j</i> : 263	<i>c J</i> : 95	<i>c j</i>
Erwartet:	724,50	» : 241,95	» : 241,95	» : 80,60	»
D/m für 9 : 3 : 3 : 1	1,57	1,50	0,50	1,64	

Auch im vorliegenden Falle kann, was übrigens schon aus früheren Arbeiten hervorgegangen ist (vgl. LAMPRECHT 1932 a und c), kein Zweifel darüber vorhanden sein, dass wir es mit unabhängiger Vererbung dieser beiden Faktoren zu tun haben. Die Werte für D/m stehen damit im Einklang.

Eine dritte Kombination von Faktoren schliesslich, *Fa* und *C*, wird die oben angeführten beiden miteinander in Verbindung bringen. Für diese wurden folgende Werte erhalten.

Gefunden:	541	<i>Fa C</i> : 191	<i>Fa c</i> : 390	<i>fa C</i> : 167	<i>fa c</i>
Erwartet:	543,80	» : 181,27	» : 422,95	» : 140,98	»
D/m für 27 : 9 : 21 : 7	0,16	1,96	0,78	2,32	

Auch in diesem Falle kann unabhängige Vererbung der in Frage stehenden Gene kaum bezweifelt werden.

Auf Grund der in Kreuzung Nr. XII erhaltenen Untersuchungsergebnisse können wir demnach schliessen, dass die vier Faktoren *Vi*, *Fa*, *C* und *J* unabhängig voneinander vererbt werden, während die drei Faktoren *Fa*, *Da* und *Ea* ein und derselben Koppelungsgruppe angehören.

Wie schon früher erwähnt worden ist, wurde noch eine Kreuzung ausgeführt, in der die letztgenannten Faktoren *Fa*, *Da* und *Ea* an der Spaltung teilnahmen. Es ist dies Kreuzung Nr. V. Diese wurde ausgeführt zwischen Linie 27 und Linie 28. Linie 27 ist einer der Eltern

in der gerade besprochenen Kreuzung XII. Bezüglich ihrer Eigenschaften sei daher auf die dortige Beschreibung verwiesen.

Der zweite Elter von Kreuzung V, L. 28, ist eine Linie aus der schwedischen Schwerbohnensorte »Favorit«. Diese ist eine typische niedrige, ziemlich frühe Buschbohne mit weissen Blüten. Ihre Hülsen gehören dem Schwerbohmentypus an, sind gerade, lang und von grüner Farbe. Im reifen Zustande sind die Hülsen einfach gewölbt, ab und zu ein wenig »zerknittert«, aber nicht mit eingeschnürten Hülsen zu verwechseln. Die Samen haben rein weisse Farbe. Da sämtliche Hülsen vom Schwerbohmentypus flach sind, kann auf Grund des Phänotypus nicht entschieden werden ob dieselben genotypisch elliptischen oder runden Querschnitt haben. Die Spaltungsresultate in Kreuzung V zeigen jedoch, dass Linie 28 den Faktor *Ea*, also genotypisch elliptischen Hülsenquerschnitt hat. Dasselbe gilt übrigens auch für den Faktor *Da*. L. 28 hat gerade Hülsen, aber der Schwerbohmentypus kommt nicht mit gekrümmten Hülsen vor. Es ist hierbei besonders zu beachten, dass nur jene Hülsen als gekrümmt zu bezeichnen sind, bei denen die Krümmung in der durch Rücken- und Bauchnaht zu legenden Ebene stattfindet. Diese Krümmung ist genotypisch bedingt, während seitliche mehr oder weniger zufällig vorkommende Krümmungen modifikativ sind. Auch in bezug auf diese Eigenschaft hat die Spaltung in Kreuzung V dargetan, dass der Linie 28 der Faktor *Da* für gerade Hülse zukommt.

An den F_1 -Individuen von Kreuzung V hat folgendes beobachtet werden können. Der Pflanzenhabitus war der einer typischen Buschbohne mit weissen Blüten. Die Hülsen waren durchweg gerade, mittellang, hatten elliptischen Querschnitt und grüne Farbe. Im reifen Zustand waren die Hülsen einfach gewölbt. Es dominierte also gleichwie in Kreuzung XII die gerade über die gekrümmte Hülse, der elliptische über den runden Hülsenquerschnitt, die grüne Hülsenfarbe über die gelbe und die einfach gewölbte über die eingeschnürte reife Hülse. Die Hülsen zeigten also Brechbohmentypus.

Wie in einer früheren Arbeit nachgewiesen worden ist (LAMPRECHT 1932 b), gibt es für die Ausbildung des Schwerbohmentypus kontra Brechbohmentypus besondere Gene. Dort ist auch zu entnehmen, dass das Eigenschaftspaar Brech- und Schwerbohmentypus unabhängig von den Eigenschaften gerade—gekrümmte Hülse spaltet. Dasselbe gilt, wie auf Grund der oben festgestellten Koppelungsgruppe zu erwarten ist, auch für die beiden Eigenschaftspaare einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse und elliptischer—runder Hülsenquerschnitt kontra Brech-

und Schwertbohmentypus. Es sei dies besonders hervorgehoben, da wir uns bei der Untersuchung der Koppelungsverhältnisse in Kreuzung V auf die Brechbohnen beschränken müssen, denn die Schwertbohnen

TABELLE 3. F_2 der Kreuzung Nr. V. Spaltung mit Hinsicht auf gewölbte und eingeschnürte reife Hülse, gerade und gekrümmte grüne Hülse sowie elliptischen und runden Hülsenquerschnitt.

Nr.	Einfach gewölbte reife Hülse				Eingeschnürte reife Hülse				Summe Individuen
	Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		Gerade Hülse		Gekrümmte Hülse		
	Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		Hülsen- querschnitt		
	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	elliptisch	rund	
10351	18	1	9	—	9	—	2	3	42
10352	20	2	3	1	5	1	2	1	35
10353	6	—	6	—	8	2	6	—	28
10354	19	—	11	—	7	1	12	4	54
10355	19	—	10	—	7	—	4	—	40
10356	9	—	8	—	1	—	6	1	25
10357	20	—	6	—	18	—	15	2	61
10358	8	—	9	—	6	—	8	2	33
10359	—	—	6	—	1	—	6	—	13
10360	5	1	5	—	3	—	6	—	20
10361	10	—	8	—	4	—	10	—	32
10362	5	—	1	—	3	—	4	—	13
10363	6	—	2	—	19	1	2	2	32
11001	13	—	—	1	4	—	—	1	19
11002	3	—	1	—	2	—	—	1	7
11003	2	1	1	1	3	—	—	2	10
11004	4	—	2	—	7	—	—	1	14
11005	5	—	1	1	5	2	2	1	17
11006	3	—	—	—	2	—	—	—	5
11007	21	—	4	—	8	—	4	—	37
11008	5	—	1	—	1	—	—	—	7
11009	1	—	—	—	—	—	—	—	1
11010	3	—	1	—	3	1	2	7	17
Summen	205	5	95	4	126	8	91	28	562

können mit Hinsicht auf die beiden Faktoren Da und Ea (gerade—gekrümmte Hülse, elliptischer—runder Hülsenquerschnitt) aus oben hervorgehobenen Gründen nicht beurteilt werden. Da und Ea werden hier phänotypisch eben nicht realisiert.

Die in F_2 von Kreuzung V erhaltenen, hier in Rede stehenden Spaltungsergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Die Resultate be-

ziehen sich auf die drei eben in Kreuzung XII besprochenen Faktoren *Fa*, *Da* und *Ea*. Der Linie 27 kommt diesbezüglich die Konstitution *fa da ea* zu, dem anderen Elter, Linie 28 *Fa Da Ea*. Der Bastard, *Fa fa Da da Ea ea*, soll also bei vollkommener Dominanz der drei Faktoren in acht Hülsentypen spalten, was auch aus Tab. 3 hervorgeht.

Das Eigenschaftspaar einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse spaltet hier gleichwie in Kreuzung XII im Verhältnis 9 : 7. Folgende Werte wurden erhalten:

Gefunden: 309 Indiv. mit einfach gewölbten : 253 Indiv. mit eingeschnürten Hülsen.

Erwartet: 316,¹³ Indiv. mit einfach gewölbten : 245,⁸⁷ Indiv. mit eingeschnürten Hülsen.

$$D/m \text{ für } 9 : 7 = 0,61.$$

Das Eigenschaftspaar gerade—gekrümmte Hülse hat hier gleichfalls bifaktorielle Spaltung gezeigt. Es wurde erhalten:

Gefunden: 344 Indiv. mit geraden : 218 Indiv. mit gekrümmten Hülsen.

Erwartet: 316,¹³ Indiv. mit geraden : 245,⁸⁷ Indiv. mit gekrümmten Hülsen.

$$D/m \text{ für } 9 : 7 = 2,38.$$

Auch hier sind zwei komplementäre Faktoren wirksam. Die Übereinstimmung mit dem theoretischen Verhältnis ist in diesem Falle weniger gut, aber *D/m* zeigt doch an, dass wir es zweifellos mit dem angenommenen Spaltungsverhältnis 9 : 7 zu tun haben.

Das dritte Eigenschaftspaar elliptischer—runder Hülsenquerschnitt spaltet hier gleichfalls bifaktoriell, aber nicht mit komplementären Faktoren. Es wurde erhalten:

Gefunden: 517 mit elliptischem Querschnitt : 45 mit rundem Querschnitt.

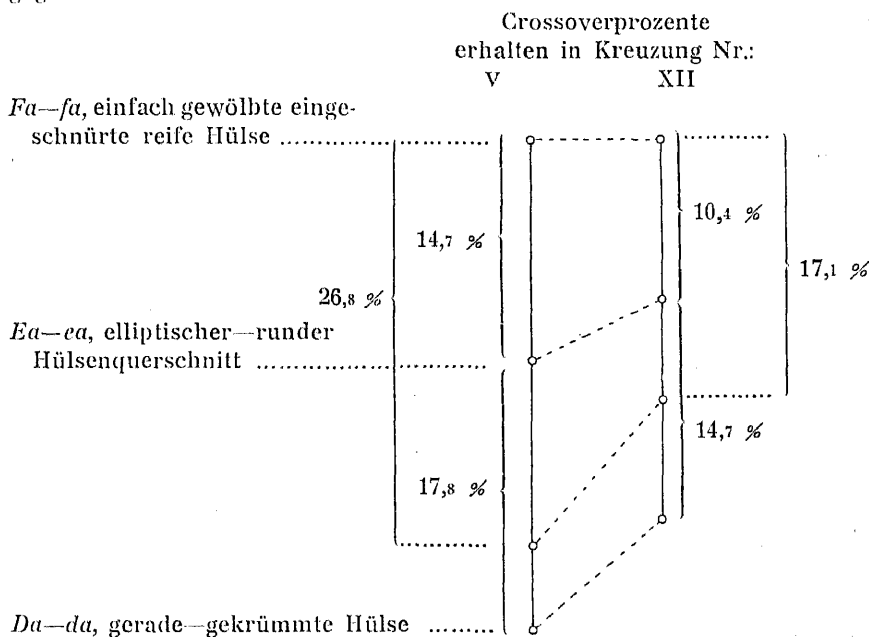
Erwartet: 526,⁸⁸ mit elliptischem Querschnitt : 35,¹² mit rundem Querschnitt.

$$D/m \text{ für } 15 : 1 = 1,74.$$

Diese Spaltung wird also durch zwei Faktoren bedingt, von denen schon jeder für sich allein die Ausbildung des elliptischen Querschnittes verursacht.

Mit Hinsicht auf die übrige genotypische Konstitution für die hier spaltenden Eigenschaften verweise ich auf meine oben zitierte Arbeit. Da die einzelnen Faktoren, die für die Ausbildung jeder der hier in Rede stehenden Eigenschaften für sich allein verantwortlich sind, bislang

Wir haben hier die Ergebnisse von zwei Kreuzungen vor uns, wo in beiden dieselben drei zu einer Koppelungsgruppe gehörigen Gene spalten. Es erbietet sich demnach die Gelegenheit einen Vergleich mit Hinsicht auf die Crossoverprozente anzustellen und den Effekt von eventuell vorkommendem doppelten Crossover festzustellen. Der Übersichtlichkeit halber und um die in den beiden Kreuzungen erhaltenen Werte besser beurteilen zu können, sind dieselben hier graphisch wiedergegeben.



Graphische Darstellung der Crossoverprozente für die drei Genenpaare *Fa—fa*, *Ea—ea* und *Da—da*, entsprechend den Eigenschaftspaaren einfach gewölbte—eingeschnürte reife Hülse, elliptischer—runder Hülsenquerschnitt und gerade—gekrümmte Hülse. Die Crossoverwerte sind auf Zehntel Prozent abgerundet.

Bei einem Blick auf die graphische Darstellung fällt sogleich auf, dass die Crossoverprozente in den beiden Kreuzungen für die gleichen Geneupaare verschiedene Werte aufweisen, aber gleichzeitig wird man

gewahr, dass mit Hinsicht auf diese Unterschiede eine gewisse Proportionalität herrscht. Wir können für die drei verschiedenen Genenkombinationen folgende Serien aufschreiben:

		Gefundene Crossoverprozente für		
		<i>Fa—Da</i>	<i>Fa—Ea</i>	<i>Ea—Da</i>
In Kreuzung	V:	26,78	14,75	17,78
»	» XII:	17,08	10,37	14,37

Die angeführten Werte zeigen mit grosser Deutlichkeit, dass die Crossoverprozente in Kreuzung V für alle drei Genenpaare beträchtlich höher waren als in Kreuzung XII. Im Durchschnitt betrug der Unterschied für die drei Werte 5,71 % oder ausgedrückt in % der grösseren Crossoverwerte 28,9 %.

Es fragt sich nun wie diese Erscheinung des in der einen Kreuzung anscheinend konstant höheren Crossoverprozentos erklärt werden soll. In diesem Zusammenhange ist es vielleicht von ganz besonderer Bedeutung zu wissen, dass die beiden Kreuzungen den einen Elter, Linie 27, gemeinsam haben, ferner dass die Kreuzungen im gleichen Jahr zur selben Zeit nebeneinander ausgeführt worden sind und dass auch die erste und zweite Generation derselben sich unter gleichen Milieuverhältnissen entwickelt haben. Wir können also vor allem damit rechnen, dass äussere Einflüsse hier höchst wahrscheinlich nicht mit im Spiele gewesen sind.

Es dürften da a priori zwei Möglichkeiten in Betracht zu ziehen sein. 1) Eine Beeinflussung des Crossovers durch das Milieu, in dem es stattfindet, also durch das Plasmon, 2) eine Beeinflussung des Crossovers durch ein gewisses Gen oder durch eine bestimmte genotypische Konstitution.

Zu 1) ist zunächst zu erwähnen, dass es nicht ausgeschlossen erscheint, dass verschiedene Genotypen ein irgendwie verschiedenes Plasmon besitzen, wodurch in Kreuzungen zwischen einer bestimmten Linie und zwei verschiedenen Linien — wenn eine solche Beeinflussung seitens des Plasmons überhaupt möglich ist — abweichende Crossoverwerte erhalten werden könnten. Wahrscheinlich ist dies jedoch nicht, da Fälle, wo dies sicher festgestellt worden wäre, bisher nicht vorzuliegen scheinen. In dem von mir oben mitgeteilten Falle scheint diese Möglichkeit schon aus dem Grunde ausgeschlossen werden zu können, da die Kreuzungen in beiden Richtungen ausgeführt worden sind, und für diese keine Unterschiede haben festgestellt werden können. Würde eine Beeinflussung seitens des Plasmons vorliegen, so sollte sich dies

wohl in einem stärker überwiegenden Einfluss seitens des mütterlichen Plasmons zu erkennen geben, und ein solcher hat nicht konstatiert werden können.

Die unter Punkt 2) angeführte Möglichkeit scheint hier wohl die naheliegendste zu sein. Aus dem Pflanzenreich sind mir allerdings noch keine derartigen Fälle bekannt, aber für *Drosophila* sind schon eine ganze Reihe von Fällen veröffentlicht, wo das Crossover oder der Crossoverprozent durch ein gewisses Gen bzw. durch eine gewisse genotypische Konstitution beeinflusst wird. Hier sei namentlich ein von BRIDGES konstatiertes Fall erwähnt (zitiert laut MORGAN, BRIDGES, and STURTEVANT 1925), der in nahe Beziehung zu dem von mir mitgeteilten zu bringen zu sein dürfte. BRIDGES stellte im Chromosom I (X-Chromosom) einen rezessiven Crossing-over-modifier fest, der den Rekombinationsprozent für white-vermilion von 31 % auf 10 % und für vermilion-forked von 23 % auf 15 % reduzierte. Die Mehrzahl der Faktoren, für die in *Drosophila* ein Einfluss auf das Crossover festgestellt worden ist, scheinen allerdings derart zu wirken, dass in einem gewissen Abschnitt eines Chromosoms jedes Crossover unterdrückt wird. Aber es sind unter ihnen noch einige weitere bekannt, die einen Einfluss auf den Crossoverprozent besitzen. Auch für verschiedene Chromosomen wurde eine sehr verschieden grosse Variation des Crossoverprozent festgestellt. Am grössten war diese in der Mitte von Chromosom III, worüber schon von GOWEN (1919) eingehend berichtet worden ist.

Für den von mir oben mitgeteilten Fall bin ich der Ansicht, dass die Verschiebung der Crossoverprozent auf die Anwesenheit eines bestimmten Gens (oder möglicherweise mehrerer) zurückzuführen ist. Versuche zur näheren Klarlegung dieser Frage sind bereits im Gange. Bei diesen kann man davon ausgehen, dass dem gemeinsamen Elter L. 27 eine bestimmte, erblich bedingte Art das Crossover auszuführen zukommt. Von den beiden anderen verwendeten Elternlinien, L. 28 und L. 29, kann entweder nur die eine in dieser Hinsicht von L. 27 genotypisch abweichen, oder dies ist für beide der Fall. Jedenfalls sollen sie, wenn es sich überhaupt um erblich bedingten Crossoverprozent handelt, in dieser Hinsicht verschieden sein. Kreuzungen zwischen L. 27 und verschiedenen Linien aus F_2 bzw. F_3 von Kreuzung V und XII, die sich in bezug auf die drei Genenpaare unterscheiden, werden hierauf Antwort geben. Solche sind bereits im Gange. Ausserdem sind Wiederholungen und weitere Kreuzungen mit L. 27 begonnen.

Wir wollen nun die Erscheinung des doppelten Crossovers mit einigen Worten berühren. Aus dem früher mitgeteilten Diagramm

(S. 43) geht hervor, dass der Prozent für doppeltes Crossover in beiden Kreuzungen verhältnismässig sehr gross gewesen ist. Folgende Werte wurden erhalten:

Crossoverprocente für <i>Fa—(Ea)—Da</i>	Berechnet	Gefunden	Differenz
in Kreuzung V	32,53	26,78	5,75
» » XII	25,10	17,08	8,02

Die hier erhaltenen Differenzen sind wesentlich grösser — gut doppelt so gross — als man sie bei z. B. *Drosophila* im allgemeinen zu finden gewohnt ist. Aber auch bei *Drosophila* variieren die Strecken wo man mit einem doppelten Crossover zu rechnen beginnt stark. Im Chromosom I, dem X-Chromosom, scheint bisher kaum ein sicherer Fall bekannt zu sein, wo dieses Phänomen bei weniger als 10 % Crossover konstatiert worden ist. Dagegen sind für den mittleren Teil von Chromosom III schon seit langem Fälle bekannt, wo sich ein doppeltes Crossover bereits bei 6 % geltend gemacht hat. Dies wird sich natürlich auch bei höheren Crossoverwerten in verschiedenem Grade geltend machen können. Was den von mir behandelten Fall betrifft, so will ich betonen, dass man mit einer Verallgemeinerung der bei *Drosophila* erhaltenen Resultate wohl vorsichtig sein soll. Bei anderen Organismen, Tier oder Pflanze, könnten hierfür ja ebensogut ganz andere Werte in Frage kommen. Es liegen diesbezüglich doch nur recht spärliche Untersuchungen vor.

EINE KOPPELUNGSGRUPPE BRECHBOHNEN—SCHWERT- BOHNENTYPUS UND GRÜNE—GELBE HÜLSENFARBE ODER EINE ELIMINATION VON DOPPELT- REZESSIVEN TYPEN?

Bei den in diesem Kapitel zu besprechenden Kreuzungsergebnissen handelt es sich um die Erscheinung, dass nach Kreuzung einer grünen Schwertbohne mit einer gelben Brechbohne (Wachsbohne) stets ein beträchtliches Defizit in der doppeltrezessiven Gruppe, gelbe Schwertbohnen, erhalten worden ist, während dies in der doppelt dominanten Gruppe, grüne Brechbohnen nicht der Fall ist. Dass bei der Spaltung von *Vi—vi*, grüne—gelbe Hülsenfarbe, allein in den allermeisten Fällen ein gewisser Ausfall an gelbhülsigen Individuen zu konstatieren ist, ist schon eingangs erwähnt sowie in einer früheren Arbeit (LAMPRECHT 1932 b) gezeigt worden. Dieser Ausfall war aber im Durchschnitt nicht gross, *D/m* überschritt den Wert von 3,0 erst wenn eine Individuenanzahl

von etwa 8000 erreicht war. Kommt es aber, wie in den hier zu erörternden Kreuzungen zu einer Spaltung sowohl in bezug auf $Vi-vi$ wie hinsichtlich $Ia-ia$ (Brechbohnen—Schwertbohmentypus), so erreicht der Ausfall an Doppeltrezessiven, also gelbhülsigen Schwertbohnen, ein vielfaches des für die Spaltung $Vi-vi$ konstatierten.

Die Vererbung der genannten beiden Eigenschaftspaare ist von mir bisher in drei Kreuzungen, Nr. VIII, XVI und V, untersucht worden, die hinsichtlich der vorliegenden Frage zu analogen Ergebnissen geführt haben.

Kreuzung VIII wurde ausgeführt zwischen der im vorigen Kapitel beschriebenen Linie 28 aus der Schwertbohnen-sorten »Favorit« und Linie 31. Letztere ist eine Linie aus der englischen Wachs-Brechbohnen-sorten »Centenary Gold Podded«. Sie hat typisch niedrigen Habitus und weisse Blüten. Ihre Hülsen sind gerade, von fast gleicher Breite wie bei Linie 28 (16,4 mm gegenüber 17,6 mm bei letzterer) und haben plattelliptischen Querschnitt. Die Hülsen der ersten Generation waren grün, von etwa gleicher Breite wie L. 31 und hatten Brechbohmentypus. Die Spaltung in F_2 in bezug auf Brech- und Schwertbohmentypus sowie grüne—gelbe Hülsenfarbe ist in Tabelle 4 mitgeteilt.

Aus den Spaltungszahlen in Tab. 4 geht hervor, dass die Doppeltrezessiven, d. h. die gelbhülsigen Schwertbohnen, ein starkes Defizit aufweisen. Anstatt etwa ein Drittel der grünhülsigen Schwertbohnen zu betragen, erreichen sie nur ungefähr ein Sechstel derselben. Würden nun auch die Doppelt dominanten, also die grünhülsigen Brechbohnen ein Defizit zeigen, so wäre diese Erscheinung zweifellos als Koppelung zu erklären. Dies ist aber nicht der Fall, denn diese Gruppe zeigt im Gegenteil einen, wenn auch nur unbedeutenden, Überschuss. Eine Berechnung des Crossoverprozentages für die vorliegende Spaltung ergibt laut Formel (1) 41,5 %, also ziemlich schwache Koppelung anzeigend. Eine solche kann natürlich einstweilen gar nicht als sicher betrachtet werden, da es sich hier wahrscheinlicher um eine Elimination von Doppeltrezessiven, verursacht durch einen pleiotropen Effekt der beiden spaltenden Genen vi und ia handelt.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen hat die Kreuzung Nr. XVI geführt. Diese wurde ausgeführt zwischen dem einen Elter in der vorigen Kreuzung, Linie 28, grünschotige Schwertbohne und Linie 24 aus der französischen Wachs-Brechbohne »Merveille du Marché«. Die Hülsen der ersten Generation waren wie im vorigen Falle gerade, grün und von Brechbohmentypus. Die in F_2 resultierenden Spaltungszahlen sind in Tabelle 5 mitgeteilt. Wie aus dieser ersichtlich spaltet hier das

TABELLE 4. F_2 der Kreuzung Nr. VIII. Spaltung hinsichtlich Brech- und Schwertbohmentypus sowie grüne und gelbe Hülsenfarbe.

Nr.	Brechbohmentypus		Schwertbohmentypus		Summe
	Hülsenfarbe		Hülsenfarbe		
	grün	gelb	grün	gelb	
10441	21	4	7	—	32
10442	31	9	9	1	50
10443	6	3	2	—	11
10444	15	10	6	1	32
10445	21	6	3	1	31
10446	33	9	3	1	45
10447	23	6	4	—	33
10448	6	2	1	—	9
10449	22	4	2	—	28
10450	23	8	4	2	37
10451	29	13	8	4	54
10452	14	9	6	1	30
10453	21	8	6	1	36
10454	21	6	4	—	31
10455	21	5	4	1	31
10456	9	3	6	—	18
10457	15	4	8	2	29
10458	9	6	3	2	20
10459	11	4	8	1	24
10460	27	10	11	3	51
10461	25	10	16	1	52
10462	30	10	4	1	45
10463	20	11	3	2	36
10464	21	9	8	1	39
10465	25	10	16	4	55
10466	23	6	8	1	38
10467	3	1	—	—	4
10468	33	11	12	1	57
10469	35	11	11	4	61
10470	15	3	5	1	24
10471	17	5	9	1	32
10472	12	3	1	—	16
10473	4	—	—	—	4
10474	15	6	9	1	31
10475	15	10	7	1	33
10476	36	16	15	5	72
10477	19	7	8	1	35
10478	18	4	3	—	25
10479	21	8	8	—	37
10480	24	15	6	3	48

Nr.	Brechbohmentypus		Schwertbohmentypus		Summe
	Hülsenfarbe		Hülsenfarbe		
	grün	gelb	grün	gelb	
10481	23	12	3	2	40
10482	15	2	4	—	21
10483	16	4	3	—	23
10484	15	6	1	2	24
10485	12	2	3	—	17
10486	8	4	2	—	14
10487	8	4	2	1	15
10488	6	4	1	—	11
Summen: ...	892	275	321	53	1541
Erwartet: ...	866,81	288,94	288,94	96,31	—
D/m für					
9:3:3:1 ...	1,24	0,91	2,09	4,56	—

Eigenschaftspaar Brechbohnen-Schwertbohmentypus bifaktoriell, entsprechend den Faktoren *Ia* und *Ib*. Das Spaltungsverhältnis stimmt sehr gut mit 15 Brechbohnen : 1 Schwertbohnen überein. D/m beträgt für dieses Verhältnis 0,38. Bei Berücksichtigung der beiden Eigenschaftspaare resultiert das Spaltungsverhältnis

45 grüne Brechbohnen : 15 gelbe Brechbohnen : 3 grüne Schwertbohnen : 1 gelbe Schwertbohne.

Bei einer Umrechnung der tatsächlich erhaltenen Anzahl Individuen auf die Kombinationszahl 64 ergibt sich folgendes Verhältnis: 46,42 : 13,71 : 3,53 : 0,31. Gleichwie in der früher besprochenen Kreuzung VIII finden wir also auch hier ein erhebliches, noch stärkeres Defizit für die Gruppe gelbhülsige Schwertbohnen. Anstatt etwa ein Drittel der grünhülsigen Schwertbohnen zu betragen, erreichen die gelbhülsigen Schwertbohnen kaum ein Zehntel dieser. Es gilt hier das Gleiche wie für Kreuzung VIII, eine Koppelung erscheint unwahrscheinlich, da die grünhülsigen Brechbohnen kein entsprechendes Defizit, sondern einen geringen Überschuss aufweisen. Eine Berechnung des Crossoverprozentes laut Formel (2) ergibt hier 30,54 %.

Schliesslich wurden in Kreuzung Nr. V ähnliche Verhältnisse gefunden. Diese Kreuzung ist ausgeführt zwischen dem einen Elter der vorigen Kreuzung, Linie 28, grünschotige Brechbohne, »Favorit«, und Linie 27, aus der französischen gelbhülsigen Brechbohnen-sorten »de Digoin«. Die Eigenschaften der letzteren Linie sind schon eingangs des vorigen Kapitels beschrieben worden, worauf hier verwiesen sei. Die

Hülsen der ersten Generation waren gerade, schmal, von Brechbohnen-
typus und von grüner Farbe. Die beiden Eltern in dieser Kreuzung
zeigen einen verhältnismässig grossen Unterschied in bezug auf Hülsen-

TABELLE 5. F_2 der Kreuzung Nr. XVI. Spaltung in bezug auf Brech-
und Schwertbohnenotypus sowie grüne und gelbe Hülsenfarbe.

Nr.	Brechbohnenotypus		Schwerthbohnenotypus		Summe
	Hülsenfarbe		Hülsenfarbe		
	grün	gelb	grün	gelb	
10741	21	5	3	—	29
10742	14	2	1	—	17
10743	7	1	—	—	8
10744	20	10	—	—	30
10745	37	8	—	—	45
10746	28	9	1	—	38
10747	15	4	—	—	19
10748	27	4	—	—	31
10749	17	1	—	—	18
10750	28	5	—	—	33
10751	42	12	1	—	51
10752	12	4	1	—	17
10753	30	5	4	—	39
10754	18	3	—	—	21
10755	81	25	7	3	116
10756	27	6	3	—	36
10757	64	22	1	—	87
10758	28	11	3	—	42
10759	49	13	2	—	64
10760	25	16	10	1	52
10761	57	15	6	—	78
10762	18	11	—	—	29
10763	7	2	1	—	10
10764	21	4	1	1	27
10765	35	10	4	—	49
10766	35	17	9	—	61
Summen: ...	763	225	58	5	1051
Erwartet: ...	738,98	246,33	49,27	16,42	—
D/m für 45: : 15 : 3 : 1 ...	1,62	1,55	1,27	2,84	—

breite. Die schmalere Hülse dominiert über die breitere. In F_2 ist es
zur Ausspaltung von Hülsen mit verschiedenen, zwischen etwa 10 und
18 mm variierenden Breiten gekommen. Wie ich früher (LAMPRECHT
1932 b) gezeigt habe, wird die Spaltung mit Hinsicht auf das Eigen-

schaftspaar Brechbohnen- und Schwertbohmentypus in solchen Fällen kompliziert. Diese Erscheinung wird auch durch die Zahlen illustriert, die in Tabelle 6 für Kreuzung V mitgeteilt sind. Die Zahlen weichen vom erwarteten Spaltungsverhältnis 9 grüne Brechbohnen : 3 gelbe

TABELLE 6. F_2 der Kreuzung Nr. V. Spaltung mit Hinsicht auf Brech- und Schwertbohmentypus, grüne und gelbe Hülsenfarbe sowie weisse und farbige Samenschale.

Nr.	Brechbohmentypus				Schwertbohmentypus				Summe individuen
	Hülse grün		Hülse gelb		Hülse grün		Hülse gelb		
	Samenschale		Samenschale		Samenschale		Samenschale		
	farbig	weiss	farbig	weiss	farbig	weiss	farbig	weiss	
10351	26	7	5	4	2	—	—	—	44
10352	19	5	7	4	6	2	—	—	43
10353	12	6	7	3	9	2	3	—	42
10354	30	8	14	2	5	4	7	—	70
10355	20	13	7	—	2	1	—	—	43
10356	12	8	3	2	—	—	—	—	25
10357	30	11	13	7	2	—	—	—	63
10358	24	4	4	1	1	1	—	—	35
10359	5	3	5	—	5	—	1	—	19
10360	17	3	—	—	3	1	—	—	24
10361	16	3	9	4	8	1	—	—	41
10362	6	4	2	1	2	—	—	—	15
10363	24	4	4	—	2	2	1	—	37
11001	11	2	3	3	2	—	—	—	21
11002	4	2	—	1	3	—	—	—	10
11003	7	1	2	—	3	2	—	—	15
11004	9	—	4	1	4	1	—	—	19
11005	9	2	5	1	1	—	—	—	18
11006	1	2	—	2	—	1	—	—	6
11007	17	10	9	1	2	2	—	—	41
11008	4	1	1	1	1	1	—	—	9
11009	1	—	—	—	—	1	—	—	2
11010	9	5	1	2	—	—	—	—	17
Summen	313	104	105	40	63	22	12	—	659

Brechbohnen : 3 grüne Schwertbohnen : 1 gelbe Schwertbohne ziemlich stark ab. Die Werte für D/m betragen hierfür resp.: 3,64, 2,14, 3,85 und 4,70. Die Resultate dieser Kreuzung können demnach nicht ohne weiteres zur Klarlegung der oben angeschnittenen Frage verwendet werden. Sie sollen aber trotzdem angeführt werden, da wir auch hier dasselbe er-

hebliche Defizit für gelbhülsige Schwertbohnen feststellen können. Diese betragen anstatt etwa ein Drittel nur ungefähr ein Siebentel der grünhülsigen Schwertbohnen. Also ein ähnliches Verhältnis wie in Kreuzung XVI. Eine Berechnung des Crossoverprozentes laut Formel (1) ergibt hier einen Wert von 37,01 %.

In Tabelle 6 wurde ausser den Zahlen für die genannten vier Hülsentypen auch die für farbige und weisse Samenschale aufgenommen. Diese Spaltung ist, wie in einer kommenden Arbeit gezeigt werden soll, auf einen Unterschied entsprechend dem Allelenpaar $P-p$ zurückzuführen. P ist bekanntlich der Grundfaktor für die Ausbildung von Testafarbe. Alle Samen mit p sind weiss. Wie aus Tabelle 6 ersichtlich spaltet dieses Faktorenpaar innerhalb jeder der vier Hülsentypen mit guter Annäherung an das monohybride Verhältnis 3 : 1. Hier liegt also unabhängige Vererbung zwischen P und den hier in Frage kommenden Faktoren für Hülseneigenschaften vor.

Unter Hinblick auf die im vorstehenden Kapitel mitgeteilten Kreuzungsergebnisse muss wohl die Frage, ob wir es bezüglich der abweichenden Spaltungsverhältnisse nach Kreuzung von grünhülsigen Schwertbohnen mit gelbhülsigen Brechbohnen mit Koppelung oder einer Elimination von Doppeltrezessiven, verursacht durch einen pleiotropen Effekt der beiden spaltenden Genen vi und ia , zu tun haben, zugunsten der letzten Alternative entschieden werden. Klar entscheidende Antwort hierauf wird durch Kreuzungen zwischen gelbhülsigen Schwertbohnen mit grünhülsigen Brechbohnen erhalten werden, in denen bei Koppelung ein deutlicher Überschuss von gelbhülsigen Schwertbohnen und grünhülsigen Brechbohnen zu erwarten ist. Auch die Frage ob es sich hier um eine Elimination von männlichen oder weiblichen Gameten oder um Zygotenelimination handelt erfordert weitere Untersuchungen.

ZITIERTE LITERATUR.

1. ALAM MAHBUB. 1929. The calculation of linkage values. A comparison of various methods. — Memoirs of the Department of Agriculture in India. Vol. XVIII. No. 1.
2. CURRENCE, T. M. 1931. A new pod color in snap beans. — Journ. of Heredity, 22, 21—23.
3. FISHER, R. A. 1925. Theory of statistical estimation. — Proc. Cambr. Phil. Soc., 22, 700—725.
4. FISHER, R. A. and BHAI BALMAKUND. 1928. The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. — Journ. of Genetics, 20, 79—92.

5. GOWEN, J. W. 1919. A biometrical study of crossing over. On the mechanism of crossing over in the third chromosome of *Drosophila melanogaster*. — *Genetics*, 4, 205—250.
 6. LAMPRECHT, H. 1932 a. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. I. Zur Vererbung der Testafarbe. — *Hereditas* XVI, 169—211.
 7. — 1932 b. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. II. Über Vererbung von Hülsenfarbe und Hülsenform. — *Hereditas* XVI, 295—340.
 8. — 1932 c. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. III. Zweiter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe. — *Hereditas* XVII, 1—20.
 9. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., and STURTEVANT, A. H. 1925. The Genetics of *Drosophila*. — *Bibliographia genetica* II, 1—262.
 10. TJEBBES, K. 1931. Two linkage groups in the garden bean. — *Hereditas* XV, 185—193.
 11. TJEBBES, K. en KOOIMAN, H. N. 1921. Erfelijkheidsonderzoekingen bij boonen. IV. Over den strepingsfactor. En geval van volkomen afstooting tusschen twee factoren. — *Genetica*, 3, 28—49.
-

ZUR GENETIK VON PHASEOLUS VULGARIS

V. SPALTUNGSERGEBNISSE NACH KREUZUNG EINER WEISSAMIGEN MIT GEFÄRBTSAMIGEN BOHNENLINIEN

VON HERBERT LAMPRECHT

STAATLICHES FORSCHUNGSMUSEUM FÜR GEMÜSEBAU, ALNARP, ÄKARP

UNTER den zahlreichen Bohnenkreuzungen, die von mir seit dem Jahre 1926 ausgeführt worden sind, befinden sich auch einige zwischen weissamigen und gefärbtsamigen Linien. Solche Kreuzungen gehören zu den ältesten, die in der genetischen Literatur über *Phaseolus vulgaris* überhaupt veröffentlicht worden sind.

Als erster berichtet v. TSCHERMAK (1901, 1902 und 1904) über die Ergebnisse bei derartigen Kreuzungen. In seiner Kreuzung I wurde die weissamige, niedrige Sorte »Weisse, gelbhülsige Wachsschwert« mit der Buschbohnenorte »Non plus ultra« gekreuzt, die sich durch bister Testafarbe auszeichnet. Die auf der ersten Generation erhaltenen Samen waren laut v. TSCHERMAK »auf gelblich-graubraunem Untergrunde sehr stark schwarz marmoriert, manchmal fast ganz schwarz«. Dies spricht offenbar dafür, dass durch den weissamigen Elter Gene in die Kreuzung eingeführt worden sind, die im Bastarde zusammen mit den für die Testafarbe Bister des zweiten Elters (Non plus ultra) verantwortlichen Genen die sehr dunkle, marmorierte Farbe der auf F_1 erhaltenen Samen bedingen.

Zu ganz ähnlichen Resultaten ist derselbe Forscher in seiner Kreuzung III gekommen, die ausgeführt wurde zwischen der weissamigen hohen Sorte »Mette's extrabreite Schlachtschwert« und der Buschbohnenorte »Gelbhülsige Wachsdattel« mit »lichtbraunen« Samen. Die auf F_1 erhaltenen Samen werden in bezug auf Testafarbe durch v. TSCHERMAK folgendermassen charakterisiert: »auf gelblich-graubraunem Untergrund sehr stark schwarz gefleckt und marmoriert, das Schwarz häufig mit Stich ins Grüne«. Dieses Resultat ist also sehr ähnlich dem in v. TSCHERMAKS Kreuzung I erhaltenen. Noch eine dritte solche Kreuzung (Nr. IV) wurde vom selben Forscher ausgeführt. In dieser wurde »Mette's extrabreite Schlachtschwert« gekreuzt mit der Buschbohnenorte »Hundert für Eine« mit lichtbraungelben Samen. In

dieser Kreuzung zeigten die auf F_1 erhaltenen Samen jedoch keine marmorierte Testa. Diese war einfarbig, aber erheblich dunkler als die des einen Elters (Hundert für Eine), kaffeebraun. Auch für diese beiden Kreuzungen ist also offenbar anzunehmen, dass durch den weissamigen Elter ein oder mehrere Gene eingeführt worden sind, die im Bastarde eine dunklere marmorierte bzw. einfarbige Samenschale bedingen.

In der zweiten Generation hat v. TSCHERMAK für die beiden ersten Kreuzungen eine komplizierte Spaltung gefunden. Kreuzung I hat ergeben (die Zahlen für beide Kreuzungsrichtungen summiert): marmoriert (88 schwarz, 2 grünbr., 33 violett, 32 braun, 7 hellbr., 1 gelb) : gleichfarbig (29 schwarz, 10 braungrün, 33 violett, 52 dunkelbraun, 10 hellbraun, 33 hellgelb) : weiss (99). Kreuzung III: marmoriert (10 schwarz, 8 grünbraun, 6 violett, 4 dunkelbraun, 0 hellbraun, 1 gelb) : gleichfarbig (1 schwarz, 2 grünbraun, 3 violett, 2 dunkelbraun, 4 hellbraun, 1 gelb : weiss (13). Werden für diese beiden Kreuzungen die marmorierten, gleichfarbigen und weissen vereinigt, erhält man für

Kreuzung I: 163 marmoriert : 167 gleichfarbig : 99 weiss;

Kreuzung III: 29 marmoriert : 13 gleichfarbig : 13 weiss.

Die Verhältnisse für pigmentiert : nicht pigmentiert betragen für

Kreuzung I: 330 pigmentiert : 99 nicht pigmentiert (weiss);

Kreuzung III: 42 pigmentiert : 13 nicht pigmentiert (weiss).

Die dritte oben erwähnte Kreuzung von v. TSCHERMAK schliesslich (Nr. IV) hat in F_2 bedeutend einfachere Spaltungsverhältnisse gezeigt. Es wurde erhalten:

27 kaffeebraun : 8 lichtgelbbraun : 13 weiss, beziehungsweise

35 pigmentiert : 13 nicht pigmentiert (weiss).

Auf Grund dieser von v. TSCHERMAK selbst vorgelegten Kreuzungsergebnisse kann mit Sicherheit auf zweierlei geschlossen werden.

1. In allen diesen Kreuzungen muss ein Gen wirksam sein, dass in rezessiver Form die Ausbildung von Pigmentierung der Testa verhindert, denn in allen drei erwähnten Fällen kam es zu einer Spaltung, die gut dem Verhältnis 3 pigmentiert : 1 nicht pigmentiert entspricht, wobei ausserdem die pigmentierten in verschiedene Farben aufgespaltet haben. Es handelt sich hier um die Wirkung des Grundfaktors P , dessen Wirkung von mir an anderer Stelle (LAMPRECHT 1932 a) eingehender erörtert worden ist. Sämtliche Genotypen mit p haben weisse Testa, dasselbe gilt aber auch für Genotypen mit P , denen alle übrigen Farbfaktoren fehlen.

2. In allen erwähnten Kreuzungen muss hinsichtlich Testafarbe ein Unterschied in mehr als einem Allelenpaar vorhanden gewesen sein,

denn eine Spaltung nur nach den beiden Eltern-Samenfarben im monohybriden Verhältnis 3 : 1 ist nicht beobachtet worden. Stets sind in F_2 eine oder mehrere neue Testafarben aufgetreten. Da von früheren Untersuchungen ferner bekannt ist, dass ganz allgemein wohl hellere Farben aus dunkler gefärbten Bastarden, aber nicht umgekehrt dunklere aus heller gefärbten Bastarden ausspalten können, ist, wie bereits erwähnt, auch offenbar, dass in den oben referierten Fällen durch den weissamigen Elter ein oder mehrere Gene für Testafarbe in die Kreuzungen eingeführt worden sind.

Ähnliche Kreuzungen wie die oben besprochenen von v. TSCHERMAK sind später noch von mehreren Verfassern mit gleichen Ergebnissen ausgeführt worden. Von diesen sei hier nur noch eine von SHULL (1907 a, 1907 b und 1908) erwähnt, der eine weissamige mit einer braunsamigen Sorte gekreuzt hat. Die Samen der ersten Generation waren Schwarz/Purpur marmoriert, die der zweiten Generation zeigten eine Spaltung nach annähernd 3 verschieden pigmentiert : 1 nicht pigmentiert (weiss), bzw. 337 : 105. SHULL hat auf Grund dieser Resultate angenommen, dass der weissamige Elter Träger von 2 »latenten Anlagen« für Samenfarbe ist, also m. a. W. dass er 2 Gene für Testafarbe enthält, die zufolge Fehlens des Grundfaktors für die Ausbildung dieser phänotypisch sich nicht geltend machen können. SHULL hat (1907 b) hier als erster den Grundfaktor mit einem Symbol, P , bezeichnet, demselben aber selbst gleichfalls Farbenwirkung zugeschrieben, was, wie ich habe zeigen können (LAMPRECHT 1932 a), nicht der Fall ist.

Eine Klarlegung der genotypischen Konstitution der weiss- bzw. gefärbtsamigen Elternsorten ist diesen und auch späteren Forschern unmöglich gewesen, da sie in keiner ihrer Kreuzungen zu einem weissamigen Genotypus nur mit dem Faktor P ohne andere Farbfaktoren gelangt sind. Nachdem mir letzteres in mehreren Kreuzungen gelungen ist — die Resultate einer von diesen, Nr. XII, sind bereits veröffentlicht (siehe LAMPRECHT 1932 a) — habe ich auch schon eine ganze Reihe von Testafarben in Beziehung zur genotypischen Konstitution bringen können. Publiziert sind von mir bisher (l. c. und 1932 c) 15 verschiedene Testafarben, 40 verschiedenen Genotypen entsprechend. In vorliegender Arbeit sollen die Resultate von zwei Kreuzungen (Nr. V, Testafarbe Rohseidengelb \times Weiss und Nr. XIV, Testafarbe Rhamninbraun \times Weiss) mitgeteilt werden, die zwischen einer weissamigen Linie und zwei gefärbtsamigen ausgeführt worden sind und die die Feststellung der Genotypen für zwei weitere Testafarben sowie für den weissamigen Elter ermöglicht haben.

HIER IN BETRACHT KOMMENDE TESTAFARBEN UND GENBEZEICHNUNGEN.

Die Beurteilung der Testafarben erfolgte von mir wie bisher an der Hand der drei Farbentafelwerke: RC = Répertoire de Couleurs publié par la Société française des Chrysanthémistes et RENÉ OBERTHUR, 1905, CC = Code des Couleurs par KLINCKSIECK et VALETTE, Paris 1908, und FT = Farbentafeln nach OSTWALD, bearbeitet von der Deutschen Werkstelle für Farbkunde, Ernst Benary, Erfurt.

Bezüglich Methodik beim Beurteilen der Farben und näherer Beschreibung bereits früher von mir abgehandelter Testafarben sei auf meine vorstehend zitierten beiden Arbeiten (1932 a und 1932 c) verwiesen. Schon dort diskutierte Farben werden, soweit erforderlich, hier nur mit Namen und Hinweis auf die Farbentafeln angeführt.

Reinweiss (Blanc pur, Pure white), RC 1.

Rohseidengelb (Chair saumoné, Pale Ecreu), RC 66/1—4, CC 128 D (—146), FT 3,5 ec.

Havannabraun (Brun Havane, Snuff brown), RC 303/1—2, CC sehr schlecht wiedergegeben, am nächsten kommt 162, FT 4,5 ge—4,5 ie. Bei gut ausgereiften Samen variiert diese Farbe nur unbedeutend. Sobald aber vor der Ernte ungünstige Witterung geherrscht hat, variiert diese Farbe sehr stark. Teils bekommt man dunklere, teils etwas in Lila gehende Töne. Bei einiger Erfahrung können aber auch diese identifiziert werden. Der Hilumrand ist bister bis dunkelbister. Neu geerntete Samen haben helles Havannabraun, RC 303/1, etwa ein Jahr alte sind gewöhnlich dunkler, RC 303/2—3. Auch nach zweijährigem Aufbewahren — ältere Samen aus den Kreuzungen stehen mir nicht zur Verfügung — ist die Farbe nicht dunkler als RC 303/3.

Rhamninbraun (Brun de Stil, Brown pink). Die Farbe dieser Samen ist in RC nicht sehr gut wiedergegeben. Am nächsten kommt ihr bei gut ausgereiften Samen Rhamninbraun, RC 297/1—2. Die Farbe variiert auch bei gut ausgereiften, neugeernteten Samen einigermassen. Als Grenzen kommen für dunklere Töne etwa in Betracht: Dunkel Ru Ocker, RC 314/3—4 und Lebkuchenbraun, RC 324/4. Auch ein Übergang zu Dunkelstes Schamois, RC 325/4 kann in Frage kommen. Alle eben erwähnten Töne stehen einander übrigens recht nahe. In CC entspricht der in Frage stehenden Farbe am besten 157 und in FT 4 le—4,5 me. Der Hilumrand ist dunkelbraun bis kastanienbraun. Schlecht ausgereifte und länger aufbewahrte Samen entsprechen dunkelstem Ru Ocker, RC 314/4.

Mit Hinsicht auf die benutzten Genbezeichnungen ist folgendes anzuführen. Wenn wir von Faktoren absehen, die eine gewisse Zeichnung der Testa verursachen und in einzelnen seltenen Fällen auch einen geringen Einfluss auf die Testafarbe besitzen (siehe LAMPRECHT 1932 c), aber mit der Ausbildung dieser im übrigen nichts zu tun haben, kommen, soweit ich bisher überblicken kann, für die Samenschale von *Phaseolus vulgaris* ein Grundfaktor, *P*, und sechs Farbfaktoren, *C*, *J*, *G*, *B*, *V* und *R* in Frage. Mit Ausnahme des Faktors *R* sind alle übrigen sechs schon in einer Reihe von Kombinationen in meinen früheren Arbeiten erörtert worden. Der Faktor *R* verursacht zusammen mit verschiedenen Kombinationen der übrigen Faktoren eine Serie von Testafarben mit mehr oder weniger starkem Einschlag von Rot. Die von mir bisher veröffentlichten Resultate beziehen sich auf 40 verschiedene homo- und heterozygotische Kombinationen der ersteren sechs Faktoren. Hier sind folgende Tatsachen von Belang.

Samen mit *P* sind nur weiss wenn alle übrigen Farbfaktoren fehlen, für Samen mit *p* ist dies stets der Fall.

C allein mit *P* zusammen gibt Geschwefeltes Weiss ohne Hilumrand. In bezug auf *C* heterozygotische Samen sind marmoriert. Diese Wirkung kommt keinem der anderen Faktoren *J*, *G*, *B* und *V* zu.

J allein mit *P* zusammen gibt Rohseidengelb mit bister Hilumrand.

Der Genotypus *PP CC jj GG bb vv* verursacht die Testafarbe Steinfarbig, *PP cc JJ GG bb vv* die Testafarbe Maisgelb (letzteres ein noch nicht veröffentlichtes Resultat).

KREUZUNG NR. V. TESTAFARBE ROHSEIDENGELB × WEISS.

Diese Kreuzung wurde ausgeführt zwischen Linie 28 aus der niedrigen schwedischen Schwertbohnsorte »Favorit« von der Firma W. WEIBULL in Landskrona und der Linie 27 aus der niedrigen französischen Brechbohnsorte »de Digoin«. Erstere hat rein weisse Samenschale, letztere rohseidengelbe. In bezug auf andere Eigenschaften dieser beiden Sorten, wie Blütenfarbe, Hülseneigenschaften u. s. w., die in diesem Zusammenhange nicht interessieren, sei auf meine früheren Arbeiten verwiesen.

Die auf F_1 erhaltenen Bastardsamen zeigten die Testafarbe Havannabraun. Sie waren nicht marmoriert sondern einfarbig und ganzfarbig. Es trat hier also eine neue, dunklere Farbe in Erscheinung, ähnlich wie dies in der Einleitung für die von v. TSCHERMAK ausgeführte Kreuzung IV geschildert worden ist. Die genotypische Konstitution

für die Testafarbe des einen Elters, Linie 27, ist bekannt, sie ist *PP cc JJ gg bb vv*. Es fragt sich also welche Konstitution dem anderen, weissamigen Elter, Linie 28, zukommt. Die Spaltungsergebnisse in F_2 und F_3 haben hierauf klare Antwort gegeben. Für F_2 sind diese in Tabelle 1 und für F_3 in Tabelle 2 zusammengestellt.

TABELLE 1. F_2 der Kreuzung Nr. V: L. 27, Rohseidengelb \times
L. 28, Weiss.

Nr.	Havannabraun	Rohseidengelb	Weiss	Summe
10351	24	5	11	40
10352	26	6	11	43
10353	21	9	11	41
10354	39	12	14	65
10355	17	12	14	43
10357	34	8	18	60
10358	17	9	6	32
10359	11	3	3	17
10360	17	2	4	23
10361	20	10	8	38
10362	5	5	5	15
10363	22	9	6	37
11001	11	2	5	18
11002	5	2	3	10
11003	11	—	3	14
11004	12	5	2	19
11005	14	1	3	18
11006	1	1	5	7
11007	24	6	13	43
11008	5	1	3	9
11009	4	—	1	5
11010	7	3	7	17
Summen:	347	111	156	614
Erwartet:	345,375	115,125	153,500	—
D/m für 9:3:4 ...	0,19	0,43	0,24	—

Wie aus Tab. 1 hervorgeht, hat in dieser Kreuzung hinsichtlich Testafarbe eine klar bifaktorielle Spaltung stattgefunden. Die Zahlen stimmen sehr gut mit dem theoretischen Verhältnis

9 Havannabraun : 3 Rohseidengelb : 4 Weiss
überein. Die entsprechenden auf die Kombinationszahl 16 berechneten Zahlen sind 9,04 : 2,80 : 4,07. Die für D/m erhaltenen Werte, 0,19, 0,43 und 0,24 zeigen sehr gute statistische Sicherheit an.

Auf Grund der erhaltenen Resultate können wir ohne Schwierigkeit auf die genotypische Konstitution von Havannabraun und damit auch auf die des weissamigen Elters, Linie 28, schliessen. Die beiden Elternlinien müssen zufolge der bifaktoriellen Spaltung einen Unterschied in zwei Faktoren aufweisen. Der eine ist der Grundfaktor P , der in Linie 28 in rezessiver Form vorhanden sein muss, da diese zwei Farbfaktoren enthalten muss aber trotzdem weissamig ist. Wir erinnern uns daran, dass Rohseidengelt, die Testafarbe des einen Elters durch

TABELLE 2. Spaltungsresultate in F_3 der Kreuzung $V: L. 27, Rohseidengelt \times L. 28, Weiss$.

F_2		S p a l t u n g i n F_3		
Testafarbe	Formel	Havannabraun	Rohseidengelt	Weiss
Havannabraun ...	$PP\ cc\ JJ\ BB$	53 (konstant)	—	—
Havannabraun ...	$PP\ cc\ JJ\ Bb$	53	22	—
D/m für 3:1		0,36		
Havannabraun ...	$Pp\ cc\ JJ\ BB$	95	—	34
D/m für 3:1		0,36		
Havannabraun ...	$Pp\ cc\ JJ\ Bb$	32	11	21
D/m für 9:3:4		1,01	0,32	1,44
Rohseidengelt ...	$PP\ cc\ JJ\ bb$	—	60 (konstant)	—
Rohseidengelt ...	$Pp\ cc\ JJ\ bb$	—	53	29
D/m für 3:1			2,17	
Weiss	$\left\{ \begin{array}{l} pp\ cc\ JJ\ BB \\ pp\ cc\ JJ\ Bb \\ pp\ cc\ JJ\ bb \end{array} \right\}$	—	—	181 (konstant)

das Zusammenwirken eines einzigen Farbfaktors, nämlich J , mit dem Grundfaktor P verursacht wird. In der weissamigen Linie 28 muss also ausser diesem Gen J noch ein anderes in dominanter Form vorkommen. C kann hierfür nicht in Frage kommen, da hierbei Heterozygotie in bezug auf C und damit marmorierte Samenschale aufgetreten sein sollte. Es verbleibt also zwischen den Faktoren G , B und V zu entscheiden. G erscheint ausgeschlossen, den dem Genotypus $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$ entspricht, wie oben mitgeteilt, die Testafarbe Maisgelt. Der Faktor V schliesslich erscheint ausgeschlossen, da es in einer noch nicht veröffentlichten Kreuzung, in der die auf F_1 erhaltenen Samen die Farbe Münzbronze/Havannabraun marmoriert zeigten — Bastardformel $Pp\ Cc\ Jj\ gg\ Bb\ vv$ — zur Ausspaltung von havannabraun-

nen Samen gekommen ist. In bezug auf die erbliche Konstitution von Münzbronze vergleiche LAMPRECHT 1932 a.

Unter Berücksichtigung der angeführten Tatsachen soll der weiss-samigen Elternlinie die Formel $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$, und dem Bastarden die Formel $Pp\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$ zukommen. Die Aufspaltung in F_2 und F_3 soll also in Übereinstimmung mit dem unten mitgeteilten Spaltungsschema erfolgen. In diesem sind die Faktoren gg und vv der Einfachheit halber weggelassen.

F_1	Spaltung in F_2	Spaltung in F_3
	1 $PP\ cc\ JJ\ BB$	Havannabraun Konstant
	2 $PP\ cc\ JJ\ Bb$	Havannabraun 3 Havannabraun : 1 Rohseidengelb
	2 $Pp\ cc\ JJ\ BB$	Havannabraun 3 Havannabraun : 1 Weiss
	4 $Pp\ cc\ JJ\ Bb$	Havannabraun 9 Havannabraun : 3 Rohseidengelb : 4 Weiss
$Pp\ cc\ JJ\ Bb$ Havannabraun	1 $PP\ cc\ JJ\ bb$	Rohseidengelb Konstant
	2 $Pp\ cc\ JJ\ bb$	Rohseidengelb 3 Rohseidengelb : 1 Weiss
	1 $pp\ cc\ JJ\ BB$	Weiss
	2 $pp\ cc\ JJ\ Bb$	Weiss
	1 $pp\ cc\ JJ\ bb$	Weiss
	 Konstant

Dass die Spaltung in der zweiten Generation mit obigem Schema in Einklang steht, haben schon die in Tab. 1 mitgeteilten Zahlen dargelegt. Nach der dort festgestellten Spaltung im Verhältnisse 9 Havannabraun : 3 Rohseidengelb : 4 Weiss haben wir in F_3 vier verschiedene Spaltungsgruppen (drei für Havannabraun und eine für Rohseidengelb) sowie für die drei Testafarben je eine nicht spaltende Gruppe zu erwarten. Wie aus Tabelle 2 hervorgeht ist dies auch eingetroffen. Die dort mitgeteilten Spaltungszahlen stehen durchweg mit obigem Spaltungsschema in Übereinstimmung.

KREUZUNG NR. XIV. TESTAFARBE RHAMNINBRAUN × WEISS.

Diese Kreuzung wurde ausgeführt zwischen Linie 30 aus der französischen niedrigen Brechbohnsensorte »Lyonais« und der Schwertbohnenlinie 28, die auch in der eben besprochenen Kreuzung Nr. V

TABELLE 3. F_2 der Kreuzung Nr. XIV: L. 28, Weiss \times L. 30, Rhamninbraun.

Nr.	Rhamninbraun	Havannabraun	Weiss	Summe
10701	29	8	15	52
10702	20	10	11	41
10703	9	6	7	22
10704	13	5	9	27
10705	25	12	15	52
10706	40	10	18	68
10707	8	1	3	12
10708	21	7	8	36
10709	12	8	8	28
10710	29	10	12	51
10711	20	7	14	41
10712	18	4	10	32
10713	17	7	14	38
10714	36	14	14	64
10715	47	10	25	82
10716	19	6	12	37
10717	32	7	19	58
10718	9	6	13	28
10719	11	4	7	22
10720	14	5	7	26
11091	16	5	11	32
11092	9	4	7	20
11093	9	1	5	15
11094	19	4	3	26
11095	18	5	13	36
11096	33	8	13	54
11097	39	10	16	65
11098	6	4	3	13
11099	14	6	3	23
11100	23	6	6	35
11101	11	4	4	19
Summen:	692	236	360	1288
Erwartet:	724,50	241,50	322,00	—
D/m für 9:3:4 ...	1,77	0,32	2,45	—

Elter war. Linie 30 hat rhamninbraune Testafarbe mit dunkelbraunem Hilum. Im übrigen wird diese Linie durch die folgenden Eigenschaften charakterisiert: Laeliafarbige Blüten, Hülsen grün, gekrümmt mit rundem Querschnitt, lang und mit lang ausgezogener Spitze.

An F_1 wurde folgendes beobachtet: Es dominierte die Blütenfarbe

von Linie 30, Laeliafarbig, anscheinend vollkommen über die von L. 28, Weiss. Es dominierte der Brechbohmentypus von L. 30 vollkommen über den Schwertbohmentypus von L. 28. Die Hülsen der Bastardgeneration waren gerade und hatten elliptischen Querschnitt, was eine weitere Bestätigung der in meiner Arbeit über Vererbung von Hülseneigenschaften mitgeteilten Resultate (LAMPRECHT 1932 b) darstellt. Die auf F_1 erhaltenen Samen waren einfarbig und ganzfarbig Rhamninbraun, sie waren also in bezug auf die Farbe vom einen Elter, L. 30, nicht zu unterscheiden.

Die in bezug auf die Testafarbe in der zweiten Generation erhaltenen Spaltungszahlen sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Wie aus diesen ersichtlich ist liegt hier ein gleiches Spaltungsverhältnis wie in der vorhin besprochenen Kreuzung V, aber mit anderen Farben vor. Es handelt sich um klar bifaktorielle Spaltung mit Zahlen, die für folgendes theoretisches Verhältnis signifikativ sind:

9 Rhamninbraun : 3 Havannabraun : 4 Weiss.

Bei einer Umrechnung auf die Kombinationszahl 16 resultiert das Verhältnis $8,59 : 2,94 : 4,47$. Die Zahlen stimmen nicht besonders gut mit dem theoretischen Verhältnis $9 : 3 : 4$, sind aber statistisch für dieses noch signifikativ.

Die genotypische Konstitution für die Testafarbe von Havannabraun und für die weissamige Linie 28 sind bei der Diskussion der Spaltungsergebnisse von Kreuzung Nr. V klargelegt worden. Diese hat ergeben für

Havannabraun $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$,
Weiss, Linie 28 $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$.

Da wir in der hier zu besprechenden Kreuzung Nr. XIV bifaktorielle Spaltung beobachtet haben, muss die Elternlinie 30 mit der Testafarbe Rhamninbraun ausser J und B noch einen weiteren Farbfaktor enthalten. Der Faktor C erscheint unmittelbar ausgeschlossen, da solchenfalls bei Kreuzung mit Linie 28 Heterozygotie in bezug auf C und damit marmorierte Bastardsamen erhalten worden wären. Es verbleibt also die Wahl zwischen den beiden Faktoren G und V . Die Entscheidung hierin fällt das Ergebnis einer noch nicht veröffentlichten Kreuzung, in der die auf F_1 erhaltenen Samen von dem Genotypus $PP\ Cc\ JJ\ Gg\ Bb\ vv$ in F_2 rhamninbraune Samen ausspalteten. Dies wäre unmöglich, wenn der Faktor V für die Ausbildung der Testafarbe Rhamninbraun erforderlich wäre. Wir erhalten demnach für die Elternlinie 30, beziehungsweise für die Testafarbe Rhamninbraun folgende genotypische Konstitution: $PP\ cc\ JJ\ GG\ BB\ vv$.

Auf Grund der Formel für die Testafarbe des Bastarden, $Pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB\ vv$, haben wir in F_2 und F_3 die im folgenden Schema angegebenen Spaltungsverhältnisse zu erwarten. In diesem ist der Faktor v der Einfachheit halber weggelassen.

F_1	Spaltung in F_2	Spaltung in F_3
	1 $PP\ cc\ JJ\ GG\ BB$ Rhamninbraun	Konstant
	2 $PP\ cc\ JJ\ Gg\ BB$ Rhamninbraun	3 Rhamninbraun : 1 Havannabraun
	2 $Pp\ cc\ JJ\ GG\ BB$ Rhamninbraun	3 Rhamninbraun : 1 Weiss
	4 $Pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB$ Rhamninbraun	9 Rhamninbraun : 3 Havannabraun : 4 Weiss
$Pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB$ Rhamninbraun	1 $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB$ Havannabraun	Konstant
	2 $Pp\ cc\ JJ\ gg\ BB$ Havannabraun	3 Havannabraun : 1 Weiss
	1 $pp\ cc\ JJ\ GG\ BB$ Weiss	} Konstant
	2 $pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB$ Weiss	
	1 $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB$ Weiss	

TABELLE 4. Spaltungsergebnisse in F_3 der Kreuzung XIV: L. 28, Weiss \times L. 30, Rhamninbraun.

F_2		Spaltung in F_3		
Testafarbe	Formel	Rhamnin- braun	Havanna- braun	Weiss
Rhamninbraun...	$PP\ cc\ JJ\ GG\ BB$	142 (konstant)	—	—
Rhamninbraun... D/m für 3:1	$PP\ cc\ JJ\ Gg\ BB$	23 0,10	8	—
Rhamninbraun... D/m für 3:1	$Pp\ cc\ JJ\ GG\ BB$	41 0,76	—	17
Rhamninbraun... D/m für 9:3:4	$Pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB$	27 0,92	13 1,00	14 0,16
Havannabraun...	$PP\ cc\ JJ\ gg\ BB$	—	58 (konstant)	—
Havannabraun... D/m für 3:1	$Pp\ cc\ JJ\ gg\ BB$	—	36 0,25	11
Weiss	$\left\{ \begin{array}{l} pp\ cc\ JJ\ GG\ BB \\ pp\ cc\ JJ\ Gg\ BB \\ pp\ cc\ JJ\ gg\ BB \end{array} \right\}$	—	—	56 (konstant)

Mit diesem Spaltungsschema stehen sowohl die in F_2 wie in F_3 erhaltenen Spaltungszahlen durchweg in Einklang. Das in der dritten Generation erhaltene Zahlenmaterial ist in Tabelle 4 zusammengestellt. Gleichwie in Kreuzung V haben wir hier vier verschiedene Spaltungsgruppen (drei für Rhamninbraun und eine für Havannabraun) zu erwarten, was auch festgestellt hat werden können. Ausserdem gab es in Übereinstimmung mit dem Schema für jede der drei Testafarben eine nicht spaltende Gruppe.

DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG DER RESULTATE.

Die in den beiden oben besprochenen Kreuzungen Nr. V und XIV erhaltenen Spaltungsresultate haben die genotypische Konstitution für die beiden Testafarben Havannabraun und Rhamninbraun klargelegt. Diese sind für

Havannabraun $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$,

Rhamninbraun $PP\ cc\ JJ\ GG\ BB\ vv$.

Im Zusammenhang hiermit sei erwähnt, dass die hier ausgespaltene Farbe Havannabraun für die Bohnensorte »Graue Spargel« charakteristisch zu sein scheint.

Ferner hat sich herausgestellt, dass sämtliche sechs in bezug auf diese Testafarben vorkommenden Heterozygoten, soweit auf Grund der okulären Untersuchung hat beurteilt werden können, vollkommene Dominanz der in Frage stehenden Faktoren anzeigen. Eine Unterscheidung von Homo- und Heterozygoten ist demnach undurchführbar gewesen.

Die genotypische Konstitution des für beide Kreuzungen gemeinsamen Elters, Linie 28 aus »Favorit«, hat sich als der Formel $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ entsprechend herausgestellt. Wir haben hier eine weissamige Linie, die Träger von Farbfaktoren ist, die aber zufolge Fehlens des Grundfaktors phänotypisch sich nicht geltend machen können. Diese Erfahrung mit einer Linie aus einer weissamigen Handelsorte scheint wohl Regel zu sein. In mehreren anderen Kreuzungen, zu denen Linien aus weiteren vier verschiedenen Handelssorten als Eltern verwendet worden sind, habe ich dieselbe Erfahrung machen können. Und die einleitend angeführten Resultate, zu denen v. TSCHERMAK und SHULL gekommen sind, gehen in gleiche Richtung. Auch die Resultate späterer Forscher stimmen hiermit überein. Diese Erscheinung, dass die weissamigen Sorten Träger von gewöhnlich mehreren Farbfaktoren sind, dürfte als eine der wichtigsten Ursachen zu betrachten

sein, weshalb es den Forschern bisher nicht gelungen ist den genotypischen Konstitutionen der Testafarben auf den Grund zu gehen.

Die in vorliegender Arbeit mitgeteilten Resultate lassen schliesslich eine wohl sichere Deutung der eingangs erwähnten Kreuzung IV von v. TSCHERMAK zu. Diese Kreuzung der weiss-samigen »Mette's extra-breite Schlachtschwert« \times »Hundert für Eine« mit lichtbraungelben Samen hat in F_1 einfarbige, kaffeebraune Samen ergeben. F_2 zeigte das Spaltungsverhältnis 27 kaffeebraun : 8 lichtbraungelb : 13 weiss, also ziemlich gut dem Verhältnis 9 : 3 : 4 entsprechend. Die Samen der Sorte »Hundert für Eine« haben die Testafarbe Maisgelb, der, wie erwähnt worden ist, die genotypische Konstitution $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$ zukommt. Es handelt sich hier offenbar darum, festzustellen welcher dritte Farbfaktor durch den anderen Elter in die Kreuzung eingeführt worden ist. C erscheint ausgeschlossen, da keine Marmorierung der Samen aufgetreten ist. V kann auch nicht in Frage kommen, da von mir in einer noch nicht veröffentlichten Kreuzung festgestellt worden ist, dass der Konstitution $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ VV$ die Testafarbe Ageratumbrau dunkel entspricht. Der von v. TSCHERMAK verwendeten Sorte »Mette's extrabreite Schlachtschwert« kommt also wohl sicher die Formel $pp\ cc\ JJ\ GG\ BB\ vv$, und dem Bastard in seiner erwähnten Kreuzung IV die Formel $Pp\ cc\ JJ\ GG\ Bb\ vv$ zu. Die Aufspaltung dieses Bastarden ergibt 9 Rhamninbraun : 3 Maisgelb : 4 Weiss, was gut mit den Mitteilungen von v. TSCHERMAK übereinstimmt.

ZITIERTE LITERATUR.

1. LAMPRECHT, H. 1932 a. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. — Hereditas XVI, 169—211.
2. — 1932 b. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, II. — Hereditas XVI, 295—340.
3. — 1932 c. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, III. — Hereditas XVII, 1—20.
4. SHULL, G. H. 1907 a. The significance of latent characters. — Science, N. S. XXV, No. 646, 792—794.
5. — 1907 b. Some latent characters of a white bean. — Science, N. S. XXV, No. 646, 828—832.
6. — 1908. A new Mendelian ratio and several types of latency. — Amer. Natur. XLII, No. 499, 432—451.
7. TSCHERMAK, E. v. 1901. Weitere Beiträge über Verschiedenwerthigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, 95 S. 1 Taf.
8. — 1902. Über die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, 81 S. 1 Taf.
9. — 1904. Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. — Z. landw. Versuchsw. in Österreich, IV + 106 S.

REMARKS UPON H. G. BRUUN'S PAPER ON *VIOLA CANINA* L.

BY J. CLAUSEN

CARNEGIE INSTITUTION, STANFORD UNIVERSITY, CALIFORNIA

A recent paper by H. G. BRUUN (1932) states the interesting fact that a seemingly cytologically normal population of *Viola canina* L. has been found growing at Rickomberga near Uppsala, Sweden. Dr. BRUUN was kind enough to send me a few living specimens of this population. These looked to me as if they formed a transition from the southern typical *canina* to the more northern subspecies *montana* (L.) E. FRIES; the stipules were larger, the plants more erect, and the leaves more cordate-oblong than in typical *canina*. This last character and also the size of the plants suggested var. *lucorum* REICHB. BRUUN states that he counted 40 chromosomes in 38 roottips from this population, but is unable to say whether these roottips represented the same number of plants. He regrets that he was not able to study meiosis. I agree with him in this respect, although I suspect meiosis is regular in BRUUN's material. On account of moving to California, I was unable to do more than gather a few seeds from the plants sent me.

Reasons for the present remarks lie in BRUUN's philosophical speculations about the origin of the variations in Danish material and his misunderstanding and meaningless quotation of the opinions advocated in my report (CLAUSEN 1931 b). Those reading both papers carefully will not be confused, I trust, but for those reading only summaries I wish to point out the following sources of confusion.

(1) With one exception (Virum), the localities mentioned in my paper were natural uncultivated habitats, occupied by native vegetation. These included hilly uncultivated pasture with scattered shrubs, sea shores, and a moor in an uncultivated province of BRUUN's own country.

(2) With the exception of that from Virum the types I investigated were morphologically more typical of *canina* than those sent by BRUUN.

(3) BRUUN thinks »structural hybridity» is responsible for the irregularity in *Viola canina* and brings it into the assembly of *Oenothera*, *Rumex*, *Rhoeo*, *Tradescantia*, *Aucuba*, *Pisum*, and *Datura*. While the irregularities in most of these cases have not been demonstrated in the wild growing types, but under cultivation, a more

essential difference between these and *Viola canina* is that in the former the chromosome *number* of their wild races is always the same (or nearly the same in the case of *Rumex*), while the chromosome number oscillates considerably in wild, but morphologically normal races of *V. canina*. I might well be justified in characterizing such conditions as »rather unique». In the former genera the irregularity is manifested by the formation of rings and chains of chromosomes in meiosis, while *V. canina*, on the contrary, shows no such phenomena but even in some cases numerous univalent chromosomes. If BRUUN's theory were the right one, and only reorganization and translocation of parts of chromosomes, with subsequent intraspecific hybridizations, were to be responsible for the cytological irregularities in *Viola canina*, then this ought to show these rings and chains of chromosomes in meiosis.

(4) Cytologists of the descriptive school are prone not to hesitate in drawing bold conclusions from their karyo-morphological studies without making any experiments whatever (compare BRUUN 1931, pp. 245—246). They know very little about the nature and origin of their so-called »structural hybridity», except what they learn from the experiments of the geneticists. Therefore, it is highly speculative to identify this phenomenon with *intra*-specific hybridity only, when experiments show that cytologically similar conditions may originate by *inter*-specific hybridization (CLAUSEN 1931 a and 1931 c). They may easily find a »confirmation» of their theories (BRUUN 1932, summary 3) and apparently are not much annoyed by the possibility that the facts might also confirm a very different theory. This conventional method of arguing may account for BRUUN's misapprehension of my discussion of the problem (CLAUSEN 1931 b). Several possibilities were touched upon here and discarded as improbable, but BRUUN opposes them as if they were my opinions. The discussion was written mainly for investigators in other fields in order to draw points to their attention, which might start them on the problems involved. The rather few populations investigated did not allow any definite conclusions about the evolutionary and taxonomical problems in all their aspects. These are left to the future to decide.

(5) The ease, however, with which inter-specific hybridizations take place in the group of *V. canina*—*Riviniana* (and also *rupestris*—*silvestris*) certainly suggests the following possibilities as clues to the understanding of the problem:

that the irregularity was *started* by occasional specific hybridization between *canina* and *Riviniana*;

that morphologically true and compatible populations of *V. canina* established themselves as segregates from these crosses in habitats where the ecotype represented by *canina* is the preferred one, and these populations were morphologically uniform before they were cytologically balanced (cf. CLAUSEN 1926, pp. 99—101, reporting similar conditions in controlled experiments);

that the cytological irregularity is maintained through intercrossing between these cytologically different types, which, to the taxonomist, are all more or less true *canina*;

that the irregularity is renewed through occasional repeated intercrossing with *V. Riviniana* and perhaps other related species,

and that populations, which for some reason (either by isolation or by some other cause) had no or but slight chance for outcrossing, would in the course of time establish themselves as cytologically regular or at least fairly regular types.

(6) As for the questions, whether *V. canina* is a good species or not and what shall be regarded as typical *canina*, these depend neither upon the opinions of Mr. NORDSTRÖM or any other taxonomist, whom Dr. BRUUN might quote, but upon the supreme consideration of nature herself. It is up to us as biologists to attempt to read, or interpret her judgment in this case, and we may not have grasped all her premises for it yet. In my interpretation, however, she singled out a certain combination of morphological characters in a certain type of habitats, and this combination (CLAUSEN 1931 b, p. 71, p. 84; 1931 d, pp. 327—28, p. 332) I regard as *V. canina*, irrespective of chromosome number and other cytological characters. LINNÆUS' description (1753 in *Species Plantarum*) covers a type falling within this delimitation; hence we have to apply his name for it. The proper *delimitation*, however, has to be given by nature herself, but the consequences of this self-evident axiom are difficult for many biologists to keep in mind.

LITERATURE CITED.

1. BRUUN, H. G. 1931. On chromosome fragmentation in *Primula*. — Report of Proceedings, Fifth Int. Bot. Congress, Cambridge 1930, pp. 243—246.
2. — 1932. A theory on the cytologically irregular species *Viola canina* L. — *Hereditas* XVI, pp. 63—72.
3. CLAUSEN, J. 1926. Genetical and cytological investigations on *Viola tricolor* L. and *V. arvensis* MURR. — *Hereditas* VIII, p. 1—156.
4. — 1931 a. Genetic studies in *Polemonium*. III. Preliminary account on the cytology of species and specific hybrids. — *Hereditas* XV, pp. 62—66.

5. CLAUSEN, J. 1931 b. *Viola canina* L., a cytologically irregular species. — *Hereditas* XV, pp. 67—88.
 6. — 1931 c. Cyto-genetic and taxonomic investigations on *Melanium* Violets. — *Hereditas* XV, pp. 219—308.
 7. — 1931 d. Danmarks Viol-Arter. (The *Viola*-species of Denmark). — *Bot. Tidsskr.* 41, pp. 317—335.
-

ERBLICHKEITSVERSUCHE MIT PISUM, III-V

VON ERNST NILSSON

ESLÖV, SCHWEDEN

III. EIN REPRODUKTIONSLETALER BIOTYPUS UND SEINE SPALTUNGSVERHÄLTNISSE.

IN einer 1925 ausgeführten Kreuzung zwischen den Erbsensorten *Dippes Mai* und *Dicksons früheste und beste*, die zur Erzielung einer frühen und ertragreichen Kneifelerbsensorte vorgenommen worden ist, fand ich bei Untersuchung von F_2 , dass sterile Pflanzen ausspalteten. Morphologisch dokumentierte sich diese Eigenschaft darin, dass die Blüten sich nicht öffneten sondern im Knospenstadium verblieben. Die Blumenblätter in den Knospen der sterilen Pflanzen waren ausserdem bedeutend schlechter entwickelt als in entsprechend alten normalen Knospen. Die Farbe der Blumenblätter in den Knospen war auch insofern abweichend, als sie grünlicher und teilweise häutiger als normal waren.

Die Geschlechtsorgane der sterilen Form waren stark deformiert. Während der Griffel in einer normalen Knospe im Verhältnis zum Fruchtknoten schief aufwärts gerichtet ist und daher einen stumpfen Winkel mit diesem bildet, ist er in den sterilen Knospen in frühem Stadium vom stark verkürzten Fruchtknoten etwa gerade nach aussen gerichtet. In älteren Knospen ist der Griffel hakenförmig nach unten gebogen (siehe Fig. 2). Die Staubfäden sind sehr stark verkürzt, sodass die Antheren sich gleich oberhalb des Fruchtknotens befinden anstatt, wie normal, bis zur Narbe hinaufzureichen. Eine Selbstpollination ist also ganz unmöglich gemacht.

Soweit meine Literaturkenntnis reicht, sind bisher drei ähnliche sterile *Pisum*-Formen beschrieben und teilweise genetisch untersucht worden: SVERDRUP (1927; früher teilweise von BATESON und PELLEW 1915 beschrieben), NILSSON-LEISSNER (1924) und ERIKSSON (1929). Um Worte zu sparen habe ich in untenstehender Übersicht für diese Formen und die in dieser Arbeit beschriebene summarisch die Charakteristika wiedergegeben. Ausserdem ist in Fig. 2 das Aussehen von SVERDRUPS, NILSSON-LEISSNERS und meiner eigenen Aberrante schematisch dargestellt. ERIKSSON gibt keine nähere Beschreibung.

Wie aus dieser Übersicht hervorgeht ist der von mir gefundene Biotypus mit keinem der früher beschriebenen identisch.

Im Jahre 1927, da die sterilen Pflanzen entdeckt wurden, waren gleichzeitig und am gleichen Platz drei F_2 -Parzellen der Kreuzung Dippes Mai \times Dicksons ausgesät, die von drei verschiedenen Pflanzenkombinationen der gleichen Elternparzellen herstammten. Zwei von diesen F_2 -Parzellen (Kreuz. II und III) enthielten nur normal fertile Pflanzen, während die dritte (Kreuzung I) den oben beschriebenen Typus im Verhältnis von 6 sterile : 37 fertile gab.

Beschrieben von	Blütenknospen	Fruchtknoten	Staubgefäße	Pollen	Bei monokliner Pollination	Vegetative Organe	Gefunden in	Spaltung
SVERDRUP	schlagen aus	offen	normal	funktions-taugl.	so gut wie steril (1 Samen erhalten)	verschmälert (starker rogues-Typus)	Duke of Albany	3 : 1
NILSSON-LEISSNER	schlagen aus	»	»	» (?)	steril	extrem schmal (lathyroider Typus)	Wintererbse	?
ERIKSSON	schlagen nicht aus	?	?	?	»	normal (Knospen in köpfchenähnlichen Sammlungen)	Stens \times Concordia	ungefähr 3 : 1
ERNST NILSSON	»	geschlossen	Staubfäden verkürzt	teilw. funktions-tauglich	» (auch bei Hilspollination und steril \times norm.)	normal	Dippes Mai \times Dicksons	siehe unten!

Im Jahre 1928 wurden die Samen von 35 normalen F_2 -Pflanzen ausgesät und die Spaltung untersucht. Im folgenden Jahre (1929) wurde abermals eine grössere Anzahl F_4 -Linien zur Bestimmung der Spaltungszahlen ausgesät. Im Jahre 1928 wurden überdies 14 Kreuzungen sterile Pflanze \times normale Pflanze in der gleichen Parzelle und 16 reziproke Kreuzungen ausgeführt und ausserdem 11 sterile Individuen künstlich polliniert. Diese Pollinationen hatten folgendes Ergebnis.

- 14 Kreuzungen steril \times fertil: kein Resultat.
 16 » fertil \times steril: 3 Früchte mit bzw. 2, 3, und 4
 Samen (Kreuzg. IV—VI).
 11 Selbstungen von sterilen Pflanzen: kein Ergebnis.

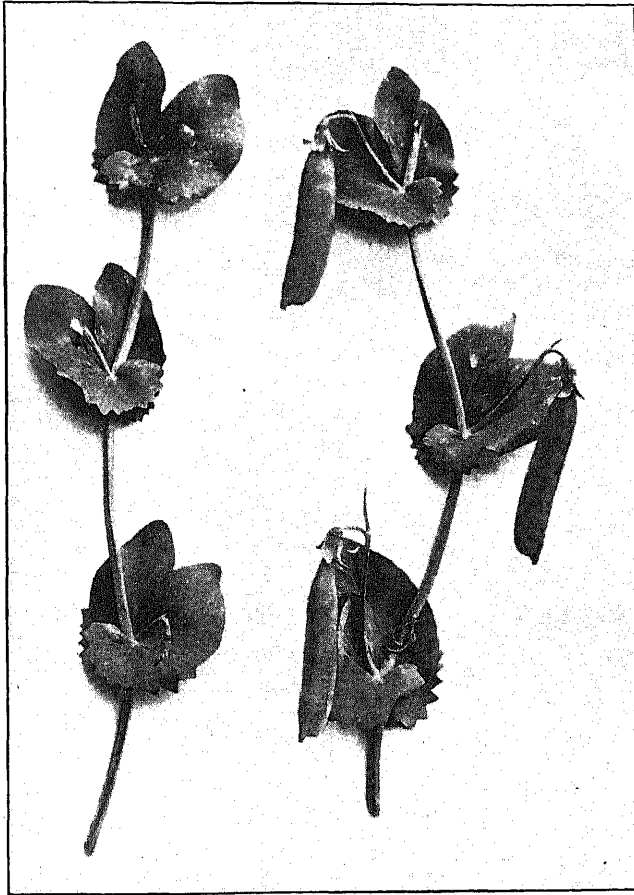


Fig. 1. Drei Nodi einer sterilen und einer fertilen Pflanze im gleichen Entwicklungsstadium und von der gleichen Parzelle.

Diese Resultate zeigen, dass der Pollen der sterilen Pflanzen teilweise funktionstauglich ist, wenn auch in sehr geringem Grade. Seine schlechte Beschaffenheit ist übrigens rein makroskopisch sichtbar, da seine Farbe vorwiegend weiss-gelbweiss ist. Das weibliche Geschlecht steriler Individuen ist dagegen vollkommen unbefruchtbar.

Eine Serie neuer Kreuzungen wurde 1929 ausgeführt, diesmal zwischen normalen Pflanzen aus F_1 der oben genannten Kreuzungen IV—

VI und einer vollkommen fertilen Linie aus einer ganz anderen Kneifel-erbssorte (Express, Linie 44), sowie reziprok.

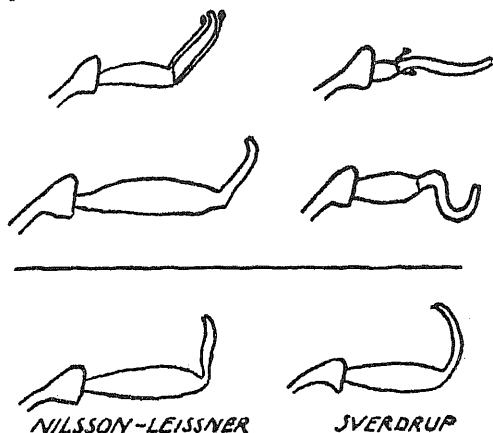


Fig. 2. In der ersten Reihe junge Fruchtknoten etc. einer fertilen (links) und einer sterilen Pflanze (rechts). In der zweiten Reihe ältere Fruchtknoten, fertil links und steril rechts. Unter dem Strich die Stellung des Griffels und des Fruchtknotens bei den früher beschriebenen Sterillformen. Etwas schematisiert.

Um im folgenden gemachte Hinweise auf diese Kreuzungen zu vereinfachen, werden dieselben nebst den entsprechenden F_1 in Tabelle 1 zusammengefasst.

TABELLE 1. Kreuzungen und F_1 .

Kreuzung	Kombination	F_1
I.....	Dippes Mai \times Dicksons	Fertil (Spaltung in F_2)
II.....	»	» (konstant F_2)
III.....	»	» (» F_2)
IV.....	Fertil \times steril aus F_3 , K. I	2 fertile
V.....	»	2 » : 1 sterile
VI.....	»	2 » : 2 »
VII.....	F_1 , K. IV \times Express, Linie 44	Fertil
VIII.....	»	»
IX.....	Reziprok K. VIII	»
X.....	Fertil aus F_1 , K. V \times Express, Linie 44	»
XI.....	»	»
XII.....	Reziprok K. XI	»
XIII.....	Fertil aus F_1 , K. V \times Express, Linie 44	»
XIV.....	Reziprok K. XIII	»
XV.....	Express, Linie 44 \times fertil aus F_1 , K. V	»
XVI.....	Fertil aus F_1 , K. VI \times Express, Linie 44	»
XVII.....	Reziprok K. XVI	»
XVIII.....	Express, Linie 44 \times fertil aus F_1 , K. VI	»

DIREKTE SPALTUNGSZAHLEN.

VON KREUZUNG I DIREKT HERSTAMMENDE NACHKOMMEN.

Wie schon in der Einleitung erwähnt worden ist, spaltete F_2 nach Kreuzung I in 37 fertile : 6 sterile Individuen, während Kreuzung II—

TABELLE 2. *Spaltung in F_3 nach Kreuzung I (nur spaltende Familien aufgenommen).*

F_3 -Familie	Gefundene Anzahl				m_K	$D : m_K$
	fertile	sterile	fertile pro 1 steril	sterile pro 4	für 3 : 1	
1	20	1	20,0	0,194	0,378	2,13
2	71	6	11,8	0,312	0,197	3,49
3	46	4	11,5	0,320	0,245	2,77
4	20	2	10,0	0,363	0,378	1,68
5	21	3	7,0	0,500	0,354	1,41
6	60	9	6,7	0,522	0,208	2,30
7	12	2	6,0	0,571	0,463	0,93
8	22	4	5,5	0,615	0,340	1,13
9	41	8	5,1	0,653	0,248	1,40
10	43	9	4,8	0,692	0,240	1,28
11	31	7	4,4	0,737	0,282	0,93
12	33	8	4,1	0,780	0,271	0,81
13	28	7	4,0	0,800	0,293	0,68
14	7	2	3,5	0,889	0,578	0,19
15	29	9	3,2	0,947	0,282	0,19
16	22	7	3,1	0,966	0,322	0,11
17	19	7	2,7	1,075	0,340	0,22
18	51	19	2,7	1,085	0,207	0,41
Summe	576	114	5,05	0,661	0,066	5,14

III eine konstant fertile F_2 gaben. Die gefundene Anzahl sterile pro 4 in Kreuzung I beträgt 0,558, D von 1 sterilen pro 4 = 0,442, m_K = 0,261 und D/m_K = 1,67.

In Tab. 2 und 3 sind die Spaltungszahlen für in F_3 und F_4 spaltende Nachkommen wiedergegeben. Wie ersichtlich zeigen die einzelnen spaltenden F_3 -Familien Spaltungszahlen, die in den meisten Fällen ohne Schwierigkeit als 3 : 1 gedeutet werden können; nur für eine Familie beträgt der Quotient D/m_K mehr als 3. Die Summe der F_3 -Spaltungen, die 690 Individuen umfassen, zeigt dagegen eine allzu grosse Abweichung vom idealen Verhältnis um diesem ohne Komplikationen entsprechen zu können.

Aus Tabelle 3 geht hervor, dass in den spaltenden Nachkommen in

TABELLE 3. *Spaltung in F_4 nach Kreuzung I (nur spaltende Familien aufgenommen).*

F_3 -Familie	Gefundene Anzahl				m_K	$D : m_K$
	fertile	sterile	fertile pro 1 steril	sterile pro 4	für 3 : 1	
2	23	1	23,0	0,167	0,354	2,35
	22	1	22,0	0,174	0,361	2,29
	16	1	16,0	0,235	0,420	1,82
	13	1	13,0	0,286	0,463	1,54
	23	2	11,5	0,320	0,347	1,96
	11	1	11,0	0,333	0,500	1,33
	9	1	9,0	0,400	0,548	1,10
	20	5	4,0	0,800	0,347	0,58
Summe	137	13	10,5	0,347	0,141	4,63
3	12	1	12,0	0,308	0,480	1,44
	9	1	9,0	0,400	0,548	1,10
	8	1	8,0	0,444	0,577	0,96
	15	2	7,5	0,470	0,420	1,26
	10	4	2,5	1,143	0,463	0,31
	11	6	1,8	1,412	0,420	0,98
Summe	65	15	4,3	0,750	0,193	1,29
4	26	2	13,0	0,286	0,327	2,02
	14	2	7,0	0,500	0,433	1,15
	14	4	3,5	0,889	0,408	0,27
	15	5	3,0	1,000	0,387	0,60
	12	4	3,0	1,000	0,433	0,60
Summe	81	17	4,8	0,694	0,175	1,75
6	25	1	25,0	0,154	0,340	2,49
	21	1	21,0	0,182	0,369	2,22
	15	1	15,0	0,250	0,433	1,73
	24	2	12,0	0,307	0,340	2,00
	12	1	12,0	0,307	0,480	1,44
	17	2	8,5	0,420	0,397	1,46
	24	4	6,0	0,572	0,327	1,31
	24	4	6,0	0,572	0,327	1,31
	12	2	6,0	0,572	0,463	0,93
	22	5	4,4	0,741	0,333	0,78
	16	4	4,0	0,800	0,387	0,52
	21	7	3,0	1,000	0,327	0,60
	32	11	2,9	1,023	0,264	0,69
Summe	265	45	5,9	0,581	0,098	4,27

F_3 -Familie	Gefundene Anzahl				m_K	$D : m_K$
	fertile	sterile	fertile pro 1 steril	sterile pro 4	für 3 : 1	
11	17	1	17,0	0,222	0,408	1,91
	17	1	17,0	0,222	0,408	1,91
	17	1	17,0	0,222	0,408	1,91
	17	2	8,5	0,421	0,397	1,46
	24	3	8,0	0,444	0,333	1,67
	8	1	8,0	0,444	0,578	0,96
	11	2	5,5	0,615	0,480	0,80
	5	1	5,0	0,666	0,707	0,47
	16	5	3,2	0,952	0,378	0,13
Summe	132	17	7,8	0,544	0,142	3,83
12	12	1	12,0	0,307	0,480	1,44
	9	1	9,0	0,400	0,548	1,10
	8	1	8,0	0,444	0,577	0,96
	6	1	6,0	0,572	0,654	0,65
	14	3	4,7	0,705	0,420	0,70
	15	4	3,8	0,842	0,397	0,40
	14	4	3,5	0,888	0,408	0,27
	8	3	2,7	1,081	0,522	0,16
	8	3	2,7	1,081	0,522	0,16
	9	7	1,3	1,746	0,433	1,72
Summe	103	28	3,7	0,855	0,151	0,96
13	23	1	23,0	0,167	0,357	2,35
	21	2	10,5	0,348	0,362	1,80
	15	2	7,5	0,470	0,420	1,26
	25	4	6,3	0,552	0,322	1,39
	21	4	5,3	0,640	0,346	1,04
	10	2	5,0	0,666	0,500	0,67
	47	10	4,7	0,702	0,229	1,30
	14	3	4,7	0,706	0,420	0,70
	18	5	3,6	0,870	0,361	0,36
Summe	194	23	8,4	0,406	0,115	5,16
Summa summarum	977	158	6,2	0,557	0,051	8,69

F_4 häufig Störungen des monohybriden Verhältnisses konstatiert werden können. Vier der sieben aus verschiedenen F_3 -Familien herstammenden Gruppen zeigen eine Abweichung vom Idealverhältnis, die mehr als dreimal so gross als m_K ist, und für die summierten Spaltungsverhältnisse nicht weniger als 8 für den Quotienten D/m_K erreicht.

RÜCKKREUZUNG F_1 (FERTIL \times STERIL) \times ANDERE FERTILE SORTE.

Noch eine Serie Zahlen liegt vor, die zur Beleuchtung des Spaltungsverhältnisses fertil : steril dienen kann. Wie in der Einleitung erwähnt worden ist, wurden 1928 einige Kreuzungen zwischen sterilen und fertilen Pflanzen in der gleichen spaltenden Parzelle und reziprok ausgeführt. Von diesen Kreuzungen gaben drei, Kreuzung IV—VI in Tabelle 1, eine geringe Anzahl Samen. In Tabelle 1 und 4 sind die Ergebnisse in F_1 nach diesen Kreuzungen zusammengestellt. In bezug auf Kreuzung V und VI ist offenbar, dass diese dem Typus $Aa \times aa$ angehören, d. h. die fertilen Mutterpflanzen sind heterozygot gewesen. Kreuzung IV gab nur zwei fertile F_1 -Pflanzen, weshalb man nicht ohne weiteres entscheiden kann, ob die Mutterpflanze in diesem Falle als AA oder Aa aufzufassen ist. D_1 der Mutterpflanze bestand indessen aus 15 Individuen, alle fertil, was darauf hindeutet, dass diese Pflanze konstant fertil gewesen ist. Da die Anzahl Individuen nur 15 betragen hat, ist dies indessen nicht ganz sicher, da D/m_K für 3 : 1 in einem solchen Fall nur 2,24 beträgt. Auch wenn Kreuzung IV dem Typus $Aa \times aa$ angehört, sind indessen die fertilen F_1 -Pflanzen in Übereinstimmung mit allen übrigen fertilen F_1 -Pflanzen nach Kreuzung IV—VI Aa , was auch aus den F_2 -Zahlen in Tabelle 4 hervorgeht.

TABELLE 4. Die Kreuzungen IV, V und VI, fertil \times steril aus der gleichen spaltenden Parzelle.

Kreuzung	F_1		F_2 nach fertilen F_1 -Individuen		D_1 ♀		Wahrscheinliche Konstitution	
	fertile	sterile	fertile	sterile	fertile	sterile	Kreuzung	F_1
IV	2	—	72	15	15	—	$AA \times aa$	Aa
V	2	1	28	6	4	2	$Aa \times aa$	$Aa : aa$
VI	2	2	34	12	—	—	$Aa \times aa$	$Aa : aa$
Summe	—	—	134	33	—	—	—	—

Sterile pro 4 = 0,791; m_K = 0,134; $D : m_K$ = 1,56.

Die fertilen F_1 -Pflanzen nach Kreuzung IV—VI wurden 1929 als Mutter- und Vaterpflanzen zu Kreuzungen mit einer fertilen Linie ganz anderer Herstammung, Linie 44 aus Express, verwendet. Diese Kreuzungen, VII—XVIII, wurden hauptsächlich ausgeführt um die Gametenrepräsentation bei den Verbindungen $Aa \times AA$ bzw. $AA \times Aa$ durch Zählen spaltender und konstanter fertiler Nachkommen in F_2 zu stu-

dieren. Die Zahlen für die spaltenden F_2 -Parzellen werden jedoch in diesem Zusammenhang erwähnt, da sie mit den schon angeführten direkt vergleichbar sind. Sie sind in Tabelle 5 in zusammenfassender Form wiedergegeben.

TABELLE 5. Übersicht über die Spaltung spaltender Familien mit mehr als 24 Individuen in F_2 nach Kreuzung VII—XVIII.

Kreuzung	Summe gefundene Anzahl			m_K	$D : m_K$	Wert von n fertilen : 1 steril	
	fertile	sterile	sterile pro 4			höchster	niedrigster
VII	230	64	0,870	0,101	1,29	11,7	2,3
VIII	107	27	0,806	0,150	1,29	15,0	2,0
IX	107	31	0,898	0,147	0,69	21,5	2,1
X	175	54	0,943	0,114	0,50	6,5	2,2
XII	112	23	0,682	0,149	2,13	17,5	3,4
XIII	152	25	0,565	0,130	3,35	11,2	3,5
XIV	132	30	0,741	0,136	1,90	9,0	2,1
XV	51	22	1,205	0,203	1,01	4,3	1,6
XVI	420	83	0,660	0,077	4,41	25,0	1,8
XVIII	95	9	0,346	0,170	3,85	38,0	7,1
Summe	1581	368	0,756	0,039	6,25	38,0	1,6

Auch diese Zahlen zeigen an mehreren Stellen beträchtliche Abweichungen von dem idealen monohybriden Verhältnis. Mit allen bisher relatierten Tatsachen vor Augen ist es also offenbar, dass wir es hier nicht mit *regelrechten* monohybriden Spaltungen zu tun haben können. Fast durchweg ist ein Mangel an sterilen Pflanzen vorhanden, der die Abweichungen verursacht, und dies gilt in allen jenen Fällen ohne Beschränkung, wo die Abweichungen signifikativ sind. Die Summe sämtlicher Spaltungen ist in folgender Übersicht zusammengefasst.

Spaltung in	Fertile	Sterile	Sterile pro 4	D/m_K
F_2 Kreuz. I	37	6	0,558	1,67
F_3 » I	576	114	0,661	5,14
F_4 » I	977	158	0,557	8,96
F_2 » IV—VI	134	33	0,791	1,56
F_2 » VII—XVIII ...	1581	368	0,756	6,25
Summen:	3305	679	0,633	13,26

Es muss sich hier also um die eine oder andere Art von Elimination von Rezessiven von ziemlicher Stärke handeln, wenn die Spaltungen

überhaupt als monohybrid zu betrachten sind. Eingehender soll diese Erscheinung erst nach der Besprechung der Spaltungen konstant fertile : spaltende Familien erörtert werden.

**DAS VERHÄLTNISS KONSTANT FERTILE : SPALTENDE NACHKOMMEN
IN DIREKT AUS KREUZUNG I HERSTAMMENDEN GENERATIONEN.**

In Tabelle 6 ist das Verhältnis konstant fertile : spaltende Familien in F_3 und F_4 nach Kreuzung I zusammengefasst. Für F_3 sind nur Familien von 25 Individuen an berücksichtigt worden, aber für F_4 , die durchweg eine geringere Anzahl Individuen per Familie aufwies, solche von 15 Individuen an.

TABELLE 6. *Das Verhältnis konstant fertile : spaltende Nachkommen in F_3 und F_4 nach Kreuzung I.*

Kreuzung und Generation	Nach F_3 - Familie	Familien		Konstante pro 3	m_K	$D : m_K$
		konst. fertile	spaltende		für 1 : 2	
I F_3^1	—	9	13	1,227	0,302	0,75
I F_4^2	2	2	5	0,857	0,532	0,27
» »	3	2	2	1,500	0,708	0,71
» »	4	0	5	0,000	0,631	1,58
» »	6	9	13	1,226	0,302	0,75
» »	11	5	6	1,364	0,426	0,85
» »	12	1	4	0,600	0,631	0,63
» »	13	3	8	0,818	0,426	0,45
Summe	—	22	43	1,015	0,175	0,09

In keinem Fall ist die Abweichung vom idealen Verhältnis 1 konstant : 2 spaltende so gross, dass man behaupten könnte, dass dieses Verhältnis gestört sei. Hierzu kommt, dass man bei so kleinen Individuenzahlen pro Familie, die in F_3 und F_4 in diesem Falle oft und vor allem in F_4 vorkommen, sicherlich unter den »konstanten« Familien einige hat, die von Heterozygoten herkommen und demnach bei genügend grosser Individuenanzahl spalten würden. Dies dürfte den hier konstatierten Überschuss an konstant fertilen Familien zur Gänze erklären können.

¹ Nur Fam. mit $n \geq 24$.

² » » » $n \geq 14$.

DAS VERHÄLTNISS KONSTANT FERTILE : SPALTENDE NACHKOMMEN
IN F_2 NACH KREUZUNG VII—XVIII.

Wie bereits früher erwähnt worden ist, wurden die Kreuzungen VII—XVIII ausgeführt um Material für die Feststellung einer eventuellen verschiedenen Repräsentation von Gameten mit dominantem bzw. rezessivem Gen in einem der beiden Geschlechter festzustellen. In einfachster Weise und mit geringster Arbeit — ohne Aufziehen und Beurteilen von F_2 -Familien — hätte dies durch Kreuzungen des Typus $Aa \times aa$ und reziprok festgestellt werden können. Da der Pollen des rezessiven Typus zur Befruchtung indessen so gut wie ganz unbrauchbar und das weibliche Geschlecht vollkommen steril war, konnte diese Methode nicht benutzt werden. Die Untersuchung der Gametenrepräsentation durch Kreuzungen $AA \times Aa$ und reziprok verlangt indessen ein so grosses Areal zum Aufziehen einer grösseren Anzahl F_2 -Familien, dass das Material, zu dessen Untersuchung ich Gelegenheit gehabt habe, nicht sonderlich gross werden konnte. Es dürfte jedoch schon mit der Grösse, die es hat, wenigstens darüber Aufschluss geben können, ob merkbare Verschiebungen der Gametenfrequenz vorkommen.

TABELLE 7. *Das Verhältnis konstant fertile : spaltende Nachkommen in F_2 nach Kreuzung VII—XVIII (mit Familien von 25 Individuen an).*

Kreuzung	Kombination	Familien		Konstante pro 2	m_K	$D : m_K$
		konst. fertile	spaltende		für 1 : 1	
IX	$AA \times Aa$	—	3	0,000	0,577	1,73
XII	»	6	3	1,333	0,333	1,00
XIV	»	2	3	0,800	0,447	0,45
XV	»	—	2	0,000	0,707	1,42
XVII	»	1	2	0,667	0,577	0,58
XVIII	»	1	—	2,000	1,000	1,00
Summe $n = > 24$	»	10	13	0,869	0,209	0,63
Summe sämtl.	»	16	21	0,865	0,164	0,82
VII	$Aa \times AA$	—	7	0,000	0,378	2,65
VIII	»	3	4	0,857	0,378	0,38
X	»	7	5	1,166	0,289	0,57
XI	»	5	—	2,000	0,447	2,24
XIII	»	7	5	1,166	0,289	0,57
XVI	»	7	12	0,737	0,229	1,15
Summe $n = > 24$	»	29	33	0,936	0,127	0,50
Summe sämtl.	»	42	45	0,966	0,107	0,32

Wie aus Tabelle 7 hervorgeht, ist das Resultat in den beiden reziproken Kreuzungsrichtungen gleich und liegt in beiden Fällen so nahe dem erwarteten Verhältnis 1 konstant fertile : 1 spaltende Familie, wie man es in einem Material dieser Grösse überhaupt erwarten kann. In den zwei Fällen, wo die Abweichungen stärker bemerkbar sind (Kreuz. VII und XI), beruht dies im einen Falle auf der Abwesenheit von konstant fertilen Familien und im anderen Falle auf der Abwesenheit von spaltenden Familien. Es liegen also keine Gründe dafür vor, das Verhältnis zwischen den *A*- und *a*-Gameten bei den Rückkreuzungen 1929 als gestört zu betrachten, weder wo die Heterozygote als Vater noch wo sie als Mutter verwendet worden ist.

F_1 der Rückkreuzungen (gebaut 1930) gab, wie erwartet, ausschliesslich fertile Pflanzen.

DISKUSSION.

Um ein Defizit von rezessiven Individuen bei monohybrider Spaltung zu erklären kann man das Vorkommen von verschiedenen Arten von Komplikationen annehmen; entweder Störungen des Verhältnisses 1 *A* : 1 *a* zwischen den Gameten bei der Befruchtung von heterozygoten Pflanzen oder eine selektive Sterblichkeit der Zygoten. Eine verschiedene Gametenfrequenz bei der Befruchtung kann ihrerseits auf einer reinen Elimination von Pollenkörnern bzw. Eizellen mit der Rezessivanlage beruhen, auf Zertation, in welchem Falle die rezessiven männlichen Gameten nicht dieselbe Möglichkeit besitzen die weiblichen Geschlechtszellen zu befruchten wie männliche Gameten mit dem dominanten Gen, wenn die Pollination und demnach das Vorkommen der beiden Gametenarten genügend reichlich ist damit wirklich eine selektive Konkurrenz zustande kommt, was bei Selbstbefruchtung bei *Pisum* immer der Fall sein dürfte, sowie schliesslich auf Prohibition im Sinne von HERIBERT NILSSON.

Eine reine Elimination von Rezessivgameten liegt in dem hier behandelten Falle sicherlich nicht vor, da trotz wiederholter Untersuchungen der Heterozygoten weder ein Pollenabort noch ein Abort in den Hülsen hat konstatiert werden können. Ausserdem muss das Verhältnis zwischen konstant fertilen und spaltenden Familien gestört sein wenn eine Gametenelimination vorkommt. Die Anzahl fertiler Familien soll also in F_2 nach Rückkreuzungen $Aa \times AA$ und reziprok höher sein als bei normaler Gametenfrequenz, im ersten Falle soll sie mehr als die Hälfte der Anzahl der spaltenden Familien betragen und im letzteren

Fälle grösser als die Anzahl spaltender Familien sein, wenn eine Gametenelimination in beiden Geschlechtern vorkommt.

$$\begin{aligned} \frac{1+n A}{1-n a} \times \frac{1+n A}{1-n a} &= \begin{cases} (1+n)^2 AA \\ 2(1+n)(1-n) Aa \\ (1-n)^2 aa \end{cases} \\ \frac{1+n A}{1-n a} \times A &= \begin{cases} 1+n AA \\ 1-n Aa \end{cases} \end{aligned}$$

Kommt eine Elimination von Rezessivgameten nur im einen Geschlecht vor, wird die Familienverteilung in F_3 nach Heterozygoten auch in der Weise gestört, dass mehr als ein Drittel der Familien konstant sind, und in F_2 nach Rückkreuzungen zwischen doppeltdominanten und heterozygoten Individuen gleichwie oben in der Art, dass mehr als die Hälfte der Familien konstant sind, wenn die Kreuzung in der einen Richtung erfolgt, während das Verhältnis bei reziproker Kreuzung ungestört 1 : 1 wird.

$$\frac{1+n A}{1-n a} \times \frac{1 A}{1 a} = \frac{1+n AA}{1-n aa} = (1+n) + (1-n) = 2 Aa$$

Es hat sich indessen herausgestellt, dass die Familienverteilung weder in F_3 (D_2) nach Heterozygoten noch in F_2 nach Rückkreuzungen gestört ist. Der Mangel an Rezessiven kann also auch nicht auf Zertationswirkung beruhen, da das Familienverhältnis auch diesfalls in gleicher Weise wie bei direkter Elimination von Rezessivgameten gestört wird.

Auch bei partieller Prohibition und Substitution (HERIBERT NILSSON 1920) wird das Familienverhältnis verändert, in unserem Falle so, dass wir 1 AA : 2 $+n Aa$: 1 $-n aa$ in F_2 erhalten sollten und also 1 konstant fertile pro 2 $+n$ spaltende Familien in F_3 (D_2) nach Heterozygoten erhalten sollten. In F_2 nach Rückkreuzungen $AA \times Aa$ und $Aa \times AA$ bewirkt dagegen Prohibition oder Substitution keine Verschiebung des Verhältnisses der Anzahl Familien. Da das Verhältnis zwischen konstant fertilen und spaltenden Familien im vorliegenden Falle gut dem idealen Verhältnisse 1 : 2 sowohl in F_3 wie in F_4 von Kreuzung I entspricht, kann also ein eventuelles Vorkommen von partieller Prohibition oder Substitution gleichfalls den Mangel innerhalb der rezessiven Gruppe nicht erklären.

Es verbleibt demnach nur die wahrscheinliche Möglichkeit, dass die Abweichungen von dem idealen Verhältnis auf einer Elimination von

rezessiven Homozygoten beruht und diese Erklärungsmöglichkeit stimmt auch gut mit allen Tatsachen überein. Ein Umstand, der auch besonders zugunsten einer Zygotenelimination als Ursache der Abweichungen spricht, ist dass die Spaltungszahlen der spaltenden Familien in F_2 nach den Rückkreuzungen (Tab. 5) ausgesprochener um das Verhältnis 3 fertile pro 1 sterile gruppiert sind und in einer bedeutend geringeren

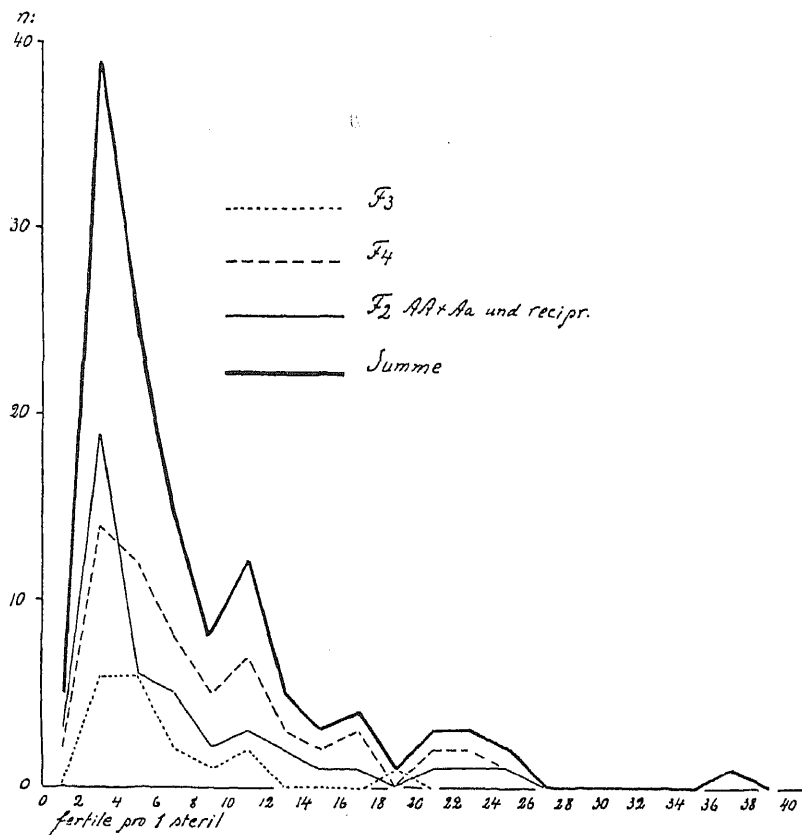


Fig. 3. Das Verhältnis n fertile : 1 sterile bei sämtlichen spaltenden Familien in verschiedenen Generationen.

Anzahl Fälle höhere Verhältnisse zeigen als mit F_4 nach Kreuzung I (Tab. 3) der Fall ist. Das in Tab. 3 vorgelegte Material ist nämlich auf Boden von schlechterer Beschaffenheit gebaut worden, der stark mit sowohl einjährigen Unkräutern wie mit echter Quecke bewachsen und überdies deutlich sauer war, während das Material zu Tab. 5 auf viel »gutartigerem» Boden gebaut worden ist. In Fig. 3 ist das Verhält-

nis n fertile : 1 sterile für die verschiedenen Untersuchungsserien graphisch dargestellt, und die Kurven zeigen deutlich den erwähnten Unterschied zwischen F_4 nach Kreuzung I und F_2 nach Kreuzung VII—VXIII. Die Beschaffenheit des Bodens kann natürlich nur dann einen Einfluss auf das Spaltungsverhältnis haben, wenn die Zygotenelimination bei der Keimung oder später erfolgt, was auch in diesem Falle zutreffen muss, da die Hülsen, wie bereits früher erwähnt worden ist, stets voll gewesen sind und nur in ganz sporadischen Fällen, was bei Erbsen stets vorkommt, einen Samenabort gezeigt haben, was nicht mit Semisterilität oder dgl. zu tun hat.

Als Erklärungsgrund der abweichenden und überdies unregelmässigen Spaltungen in dieser Serie könnte man sich, abgesehen von Zygotenelimination, auch vorstellen, dass die sterile Form doppeltrezessiv ist und dass die beiden Fertilitätsfaktoren gekoppelt sind. Eine solche Annahme stimmt in gewissen Hinsichten recht gut mit den Tatsachen, aber in anderen Hinsichten lässt sie sich unmöglich mit diesen in Einklang bringen. Wenn wir annehmen, dass Kreuzung I vom Typus $AAbb \times aaBB$ mit Koppelung zwischen A und b sowie a und B gewesen ist, sollten wir mit einem Gametenverhältnis von $1 : n : n : 1$, wo $n = 2$, in F_2 gleich viele Familien erhalten, die im Verhältnis n^2 sterile : $(2n + 2)^2$ wie im Verhältnis $1 : 4$ spalten, und je grösser n wird, umso kleiner sollte die Anzahl Familien mit monohybrider Spaltung im Verhältnis zu den höher spaltenden werden. Wie aus Fig. 3 hervorgeht, stimmt dies gar nicht mit dem wirklichen Verhältnis überein. Ausserdem ist die Anzahl steriler in F_2 der Kreuz. I (6 pro 43) bei dieser Voraussetzung zu gross. Eine Koppelung zwischen A und B sowie a und b stösst nicht auf diese Widersprüche, setzt aber Disproportionen in anderen Hinsichten voraus, die nicht vorkommen. Eine Kreuzung $AA BB \times aa bb$ ist schon a priori ausgeschlossen, wogegen man sich natürlich eine Verbindung einer AB - mit einer ab -Gamete aus den Verbindungen $AA BB \times Aa bb$, $AA BB \times aa Bb$ oder $AA BB \times Aa Bb$ vorstellen kann. Ausser den schon gemachten Einwendungen gegen die Theorie von zwei gekoppelten Fertilitätsgenen ist noch an einen Umstand zu denken, der diese Theorie unwahrscheinlich macht, nämlich das Fehlen einer Familiengruppe mit ausschliesslich ungestörter $3 : 1$ -Spaltung. Die folgende Übersicht zeigt das Verhältnis n fertile : 1 sterile für die F_3 -Familien (Kreuz. I), die auch in F_4 untersucht worden sind, sowie die Variationsbreite und mittleren Werte für das gleiche Verhältnis in F_4 .

Verh. in F_3	D/m für 3:1	Verh. in F_3	M hierfür	D/m für 3:1
11,8	3,49	23,0—4,0	10,5	4,63
11,5	2,77	12,0—1,8	4,3	1,29
10,0	1,68	13,0—3,0	4,8	1,75
6,7	2,30	25,0—2,9	5,9	4,27
4,4	0,93	17,0—3,2	7,8	3,83
4,1	0,81	12,0—1,3	3,7	0,96
4,0	0,68	23,0—3,6	8,4	5,16

Die grosse Variationsbreite in bezug auf das Verhältnis n fertile : 1 sterile, die die F_3 -Generation kennzeichnet, charakterisiert also auch sämtliche Gruppen von Familien in F_4 , auch jene die von den nahe ideal 3 : 1-spaltenden F_3 -Familien herkommen.

Man hat also keinen Grund diese Spaltungen als etwas anderes denn als monohybrid zu betrachten, und der Ausfall an rezessiven, der dieselben kennzeichnet, kann restlos als Folge einer Elimination von rezessiven Zygoten nach der Ausbildung der Samen und wahrscheinlich bei der Keimung erklärt werden. Da die rezessive sterile Form in der Natur keine Möglichkeit zur Fortpflanzung hat und das rezessive Gen in homozygoter Form vollständig reproduktionsletale Wirkung hat, schlage ich die Bezeichnung *Re—re* für das hier in Frage stehende Allelenpaar vor.

Der rezessive Biotypus *re re* wird durch verschiedene morphologische Eigenschaften gekennzeichnet, die je für sich genügen um die Reproduktion der Form vollständig oder fast vollständig zu verhindern, nämlich:

der ausgeprägt herkogame Bau der Blüte (siehe Fig. 2), der, wenn auch bei vollkommen funktionstauglichen Pollenkörner wie weiblichen Geschlechtszellen und auch wenn der Bau des Gynäceums einer Befruchtung keine Hindernisse in den Weg legen würde, eine monokline Pollination vollkommen verhindert;

das fast vollständige Unvermögen des auf *re re*-Individuen produzierten Pollens zu fungieren und

die vollständige Sterilität des weiblichen Geschlechts.

Ob die Weibchensterilität darauf beruht, dass die Eizellen an und für sich funktionsuntauglich sind, oder nur darauf, dass der abnorme Bau des Gynäceums (Fig. 2) auch dem Wachstum von *Re*-Pollenschläuchen Hindernisse in den Weg legt, lässt sich auf Grund der gemachten Untersuchungen nicht entscheiden.

Eine selektive Letalwirkung auf die Gameten der Genen *Re* und *re* kommt, wie oben hervorgehoben worden ist, nicht vor. Die ungestörte

Verteilung von spaltend und konstant fertilen Familien in F_3 — F_4 von Kreuz. I und F_2 von Kreuz. VII—XVIII beweist, dass die Genen *Re* und *re* in beiden Geschlechtern normal repräsentiert sind. Die Pollensterilität kommt erst an *re re*-Individuen zustande. (Ob die Eizellen steril sind, wissen wir nicht, wenn es auch wahrscheinlich ist, dass es sich so verhält.) Wir haben es also mit *diplontischer Sterilität* zu tun (MÜNTZING 1930).

Die Zygotenkombination *rere* hat auch vegetative subletale Wirkung, nachdem der Embryo vollkommen ausgebildet ist, wahrscheinlich bei der Keimung, und dieser subletale Effekt bewirkt Störungen der Spaltungszahlen, deren Grösse von den Milieuverhältnissen beeinflusst wird.

Unter voll entwickelten Individuen kommen in dieser Spaltungsreihe einige auffallend schwache Individuen vor. Sie kommen in grösserer Menge unter den sterilen als unter den fertilen Pflanzen vor. Da auch deutlich schwache fertile und stark entwickelte sterile Pflanzen vorkommen, ist es wahrscheinlich, dass *Re* mit einem Letalitätsgen gekoppelt ist. Dadurch ist natürlich nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, dass *re* selbst in homozygoter Form in einem früheren Stadium subletale Wirkung hat. Vielleicht bekomme ich Gelegenheit dieses Detail später zu untersuchen.

IV. EIN FALL VON MONOHYBRIDER PETALOIDIE.

Bei der Ausführung einiger Züchtungskreuzungen mit Erbsen im Jahre 1925 wurden die Elternpflanzen gekennzeichnet um als Ausgangsmaterial für Linien zu dienen. Dies um das Ergebnis der Kreuzungszüchtung seinerzeit sicherer beurteilen zu können, als wenn die Populationen als solche als Massstäbe verwendet werden. Unter Sorten, aus denen in dieser Weise Linien ausgewählt worden sind, befand sich auch die bekannte niedrige Markerbse Witham Wonder. Es zeigte sich 1926, dass eine der aus dieser Sorte ausgewählten Linie beträchtlich von gewöhnlicher Witham Wonder abwich. Die Linie, die in meinem theoretischen *Pisum*-Material als *Linie 10* gebucht ist, hat bucklige Samen (Indenttypus), während W. W. eine typische *rr*-Sorte ist, höhere Stengel und bedeutend grössere relative Länge der Blättchen als W. W. hat. Ausserdem blüht Linie 10 etwa 5 Tage später als die Mutter-sorten. Ausser hierin unterscheidet sich Linie 10 von W. W. durch eine auffallende Abnormität der Blüten, indem mehrere Blüten einer Pflanze ein — mehrere Staubgefässe zu mehr oder weniger ausgeprägten Blütenblättern umgewandelt haben.

Soweit mir bekannt ist bisher kein Fall von Petaloidie bei *Pisum*

genetisch untersucht worden (die Erscheinung wird jedoch von FRUWIRTH 1924 erwähnt), weshalb ich 1928 einige Kreuzungen zwischen Linie 10 einerseits und W. W. Linie 8 sowie Lincoln Linie 11 andererseits ausgeführt habe. Letztere ist in einer früheren Publikation (ERNST NILSSON 1929 b) als Delikatess Linie 11 bezeichnet. Beide letzteren Linien (sowohl wie ihre Muttersorten) sind typische Markerbsen (*rr*), Linie 8 ist grünsamig, Linie 11 gelbsamig.

Die F_1 -Generation hatte normale Blüten ohne eine Spur von Petaloidie. Die Klassifikation in petaloide und typische Pflanzen zeigte sich bei näherer Untersuchung von F_2 sehr zeitraubend, da nicht in jeder Blüte von petaloiden Pflanzen irgendein Staubgefäß umgewandelt war. Da es mir unmöglich war alle Blüten jeder Pflanze zu untersuchen, wurden anstatt dessen 25 oder 50 Pflanzen jeder F_2 -Parzelle untersucht und durch eine Etikette gekennzeichnet, die angab ob die betr. Pflanze petaloid war oder nicht. Die Nachkommen dieser Pflanzen wurden 1931 in F_3 untersucht.

TABELLE 8. Die Spaltung von 50 bzw. 25 Pflanzen per Parzelle in F_2 .

Kreuzung	Kombination	F_2 -Parzelle nach	Gefundene Anzahl	
			normale	petaloide
I	Petaloid \times normal, L. 10 \times W. W. L. 8	R-Samen	42	8
»	» »	rr-Samen	45	5
II	» L. 10 \times Lincoln L. 11	RI-Samen	21	4
»	» »	Ril-Samen	19	6
»	» »	rrI-Samen	20	5
»	» »	rril-Samen	21	4
Summe			168	32

$$= 0,640 \text{ petaloide pro 4; } D/m_R = 0,360 : 0,122 = 2,95.$$

Die Verteilung der markierten Pflanzen auf die beiden Klassen geht aus Tab. 8 hervor. Die Anzahl der petaloiden Pflanzen ist für eine monohybride Spaltung mehr als zulässig niedrig. Es liegt indessen die Annahme nahe zur Hand, dass der Mangel an Rezessiven nur auf fehlerhafte Klassifikation beruht, da, wie schon erwähnt worden ist, auch auf Pflanzen die erwiesenermassen zur petaloiden Gruppe gehören, nicht alle Blüten die in Rede stehende Eigenschaft aufweisen. Wir kommen jedoch auf diese Frage erst bei der Diskussion der F_3 -Resultate zurück, die in Tab. 9 wiedergegeben sind.

Auch in F_3 ist die Rezessivgruppe allzu klein um dem Verhältnis

1 : 3 zu entsprechen. Es liegt indessen kein Grund vor die Spaltung als monohybrid zu bezweifeln. Das Verhältnis zwischen konstant normalen und spaltenden Familien ist vollkommen normal für eine monohybride Spaltung ohne Störung in der Gametenrepräsentation.

TABELLE 9. Die Spaltung in F_3 .

(Bei Berechnung der Familienverteilung sind nur Familien mit von 20 Individuen an berücksichtigt worden. Eine Sortierung in bezug auf R und I der auf den F_2 -Pflanzen erhaltenen Samen hat nicht stattgefunden.)

Nach F_2 -Parz.	Parzellen herstammend von als												
	normal										petaloid		
	klassifizierten F_2 -Pflanzen												
	Anzahl Pflanzen in spaltenden Parzellen		Petal. pro 4	m_K	D/m_K	Anzahl Familien		Konst. pro 3	m_K	D/m_K	Anzahl Pflanzen		n petaloide pro 1 normal
	norm.	petal.				konst. norm.	spaltende				norm.	petal.	
I R	336	53	0,545	0,088	5,17	—	—	—	—	—	77	39	0,5
» rr	411	31	0,281	0,082	8,76	4	9	0,923	0,392	0,20	46	30	0,7
Σ I	747	84	0,404	0,060	9,93	—	—	—	—	—	123	69	0,6
II RI	276	54	0,655	0,095	3,63	6	9	1,200	0,365	0,55	18	43	2,4
» Rii	283	51	0,611	0,095	4,09	4	12	0,750	0,353	0,71	41	121	2,9
» rrI	134	29	0,712	0,136	2,12	3	2	1,803	0,631	1,27	19	27	1,4
» $rrii$	126	31	0,790	0,138	1,52	0	2	0,000	1,000	1,00	19	49	2,6
Σ II	819	165	0,671	0,055	5,98	13	25	1,026	0,229	0,11	97	240	2,5
ΣF_2	1566	249	0,549	0,041	10,98	17	34	1,000	0,198	0,00	220	309	1,4

In diesem Falle liegt es, wie schon hervorgehoben worden ist, am nächsten den grossen Mangel an rezessiven Individuen durch die Annahme zu erklären, dass ein Teil solcher als normal beurteilt worden sind. Wie aus Tab. 9 ersichtlich, ist nämlich auch in den Nachkommen nach petaloiden F_2 -Pflanzen eine erhebliche Menge Normalpflanzen vorgekommen, vor allem in Kreuzung I. Da man hier ausschliesslich petaloide Individuen zu erwarten hat, muss das Vorkommen von normalen auf fehlerhafte Klassifikation zurückgeführt werden. Diese fehlerhafte Klassifikation kann ihrerseits auf Mängeln in der Untersuchungsmethodik beruhen oder darauf, dass ein Teil der rezessiven Individuen seine rezessive Natur phänotypisch nicht zu manifestieren imstande ist.

Sicherlich ist die Mangelhaftigkeit der Untersuchungsmethode die wichtigste Ursache dafür, dass Rezessivpflanzen als dominant beurteilt worden sind. In F_3 wurden im allgemeinen 1—4 Blüten auf jeder Pflanze untersucht, davon abhängig ob schon eine der ersten Blüten petaloid war oder nicht. Nun ist es ziemlich sicher, dass eine Pflanze, die nach Untersuchung einer so geringen Anzahl von Blüten als normal

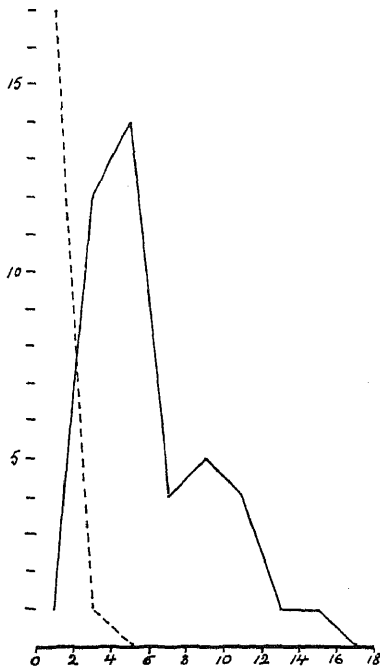


Fig. 4. F_3 -Familien mit sowohl normalen wie petaloiden Pflanzen. Voll ausgezogene Kurve = nach normalen F_2 -Individuen, gestrichelte Kurve = nach petaloiden F_2 -Individuen. — Abszisse: Verhältnis Anzahl normale/petaloid Pflanze, Ordinate: Anzahl Familien.

registriert worden ist, eine der abgeblühten oder eine der später entwickelten Blüten petaloid gehabt hat, obgleich dies im Zeitpunkte der Beurteilung nicht zutage gekommen ist.

Wenn die Klassifikation innerhalb jener Gruppe F_3 -Parzellen, die phänotypisch konstant petaloid gewesen sein sollten so unsicher ist wie hier, ist es offenbar, dass dasselbe für die Gruppe von F_3 -Parzellen gilt, die auch genotypisch spaltend ist.

Fig. 4 zeigt das Verhältnis n normale : 1 petaloide für von normalen und petaloiden F_2 -Pflanzen herstammenden F_3 -Familien. Wie ersichtlich greift die Kurve für von Normalpflanzen herstammenden Parzellen deutlich auf das Gebiet der anderen Kurve über. Dies bedeutet sicherlich nicht, dass der übergreifende Teil der voll ausgezogenen Kurve (eine Fam. in Klasse 0—2 und 12 Fam. in Klasse 2—4) nur Familien repräsentiert, die ihren Ursprung von genotypisch petaloiden Individuen in F_2 herleiten, die als normal klassifiziert worden sind.

In einem Teil der Fälle ist dies aber wahrscheinlich zutreffend.

Eine Familie der Gruppe »II rr ii« in Tab. 9 stammt mit voller Sicherheit von einer als normal registrierten petaloiden F_2 -Pflanze her. Diese Familie gab nämlich 12 pet. : 0 norm. in F_3 . D/m für 1 : 3 ist hier 6,0. Diese offenbar fehlerhafte Klassifikation beträgt 2,4 % sämtlicher Familien nach als normal registrierten F_2 -Pflanzen. Der Mangel an Rezessiven für die ganze F_2 beträgt im Mittel 9,0 %, aber ich glaube

nicht fehlzugehen wenn ich behaupte, dass auch die übrigen 6,6 % des Ausfalles an rezessiven Individuen in F_2 auf fehlerhafte Klassifikation im weiteren Sinne zurückzuführen sind, wenn auch eine solche Annahme augenscheinlich nicht bewiesen werden kann. Dass das Rezessivendefizit in F_3 auf den gleichen Ursachen beruht wie in F_2 kann wohl auch als selbstverständlich angenommen werden.

Trotzdem *rein technische* fehlerhafte Klassifikation hier wahrscheinlich das Überwiegende ist, ist es doch glaubwürdig, dass ein Teil der rezessiven Individuen in diesem Material phänotypisch diese ihre Eigenschaft niemals gezeigt hat, wie es sehr häufig gerade mit erblichen Missbildungen dieser und ähnlicher Art der Fall ist. Das Ziehen einer Grenze zwischen technisch fehlerhafter Klassifikation und solcher infolge mangelnden phänotypischen Effektes des rezessiven Gens ist indessen in diesem Falle unmöglich.

Dass der phänotypische Effekt des Rezessivgens durch andere Gene beeinflusst wird, geht mit voller Deutlichkeit aus dem vorliegenden Material hervor. In Kreuz. I, F_3 nach petaloider F_2 ist die Anzahl petaloider Individuen beträchtlich kleiner als in entsprechendem Material von Kreuz. II. Der Unterschied ist übrigens statistisch sicher, da D/m_{diff} in diesem Falle mehr als 8 beträgt. Auch die spaltenden Familien (nach normaler F_2) zeigen in Kreuz. I eine bedeutend kleinere Anzahl petaloider Individuen als in Kreuz. II. Auch hier ist der Unterschied statistisch sicher, indem D/m_{diff} etwas über 3 beträgt. Auch in F_2 ist der Unterschied zwischen den Frequenzen der petaloiden Pflanzen in Kreuz. I und II bemerkbar, aber bei der geringen hier untersuchten Anzahl Individuen nicht signifikativ.

In bezug auf die Art der Faktoren, die den phänotypischen Effekt des Rezessivgens inhibieren, kann indessen auf Grund des vorliegenden Zahlenmaterials nichts gesagt werden, gleichwie auch nichts bestimmtes über ihre Wirkungsweise.

Einige Tatsachen sprechen auch dafür, dass das Allelenpaar $R-r$ einen Einfluss auf das Allelenpaar normale-petaloider Blüte ausübt. In Kreuz. I, F_3 nach F_2 rr , ist die relative Anzahl petaloider in den spaltenden Parzellen sicher niedriger als in F_3 nach F_2 R (die hier sowohl aus RR , Rr wie rr besteht, da keine Sortierung der F_3 -Kotyledonen vorgenommen worden ist). Innerhalb jener Gruppe, die von petaloiden F_2 -Pflanzen herammt, ist dagegen in dieser Hinsicht kein sicherer Unterschied vorhanden, und das ist auch in Kreuz. II nicht der Fall, ob man nun die spaltende Gruppe oder die von petaloiden F_2 -Pflanzen herammende in Betracht zieht. Wie ersichtlich sind die Tatsachen einander

so widersprechend, dass eine Diskussion kaum als lohnend betrachtet werden kann, bevor nicht ein umfangreicheres Material zur Verfügung steht.

Dass der phänotypische Unterschied zwischen Individuen mit normalen Blüten und solchen mit teilweise petaloiden Blüten im vorliegenden Material auf der Wirkung eines Allelenpaares beruht ist als sicher zu erachten. Als Bezeichnung für dieses Allelenpaar schlage ich *Pe-pe* vor.

Die Wirkung dieses Allelenpaares ist keine solche, dass der phänotypische Unterschied vollkommen distinkt wird. *Pe* ist indessen vollkommen dominierend. Individuen mit dem Genotypus *pe pe* haben eine grössere oder kleinere Anzahl Blüten, bei denen ein oder mehrere Staubgefässe blumenblattähnlich sind. Bisweilen sind die Staubfäden nur schwach umgebildet, aber bei einem Teil der Blüten ist die Umwandlung so weit gegangen, dass die Blüte aus einem einzigen Wirrwarr von kleinen und grossen Blumenblattbildungen besteht. In ein paar Fällen habe ich auch Blüten beobachtet, bei denen der Fruchtknoten an der Rückennaht offen gewesen ist.

Der grössere oder kleinere phänotypische Effekt von *pe* hat sich als von gewissen anderen Genen abhängig herausgestellt. Es ist wahrscheinlich, dass er auch von äusseren Faktoren beeinflusst wird. Die übrigen für die Linie 10 charakteristischen Eigenschaften zeigten offenbar von der Spaltung *Pe : pe pe* unabhängige Spaltung. Jedenfalls kann von einem Zusammenhang zwischen *Pe* und den Eigenschaften kleine relative Blattbreite, spätes Blühen und grössere Höhe von Linie 10 keine Rede sein. Die Spaltung in diesen Eigenschaften ist nicht zum Gegenstand einer Analyse gemacht sondern nur durch okuläre Besichtigung festgestellt worden, weshalb natürlich ein geringerer Grad von Kopplung ohne entdeckt zu werden hätte vorhanden sein können.

In einer *pe pe*-Parzelle wurde beim Ernten der Samen 1929 eine Pflanze entdeckt, die fast steril war und nur wenige Samen gab. *D*₁ zeigte die gleiche Eigenschaft an allen Pflanzen und in bezug auf den Blütenbau einen viel höheren Grad von Petaloidie als Linie 10. So brauchten bei dieser neuen Linie, Linie 98, keine Blüten geöffnet zu werden um die Umwandlung der Staubgefässe feststellen zu können; die Blüten erschienen auch bei der oberflächlichsten Prüfung deutlich »doppelt«. Auch 1931 hat sich Linie 98 in bezug auf »Doppeltblütigkeit« und die damit verknüpfte schlechte Fruchtbarkeit vollkommen konstant gezeigt, sodass nur wenige Samen zum Amlebenhalten dieses interessanten Biotypus vorhanden sind.

Eine kleine Anzahl F_1 -Pflanzen nach Kreuzung Witham Wonder, Linie 8 mit Linie 98 wurde auch 1931 gebaut. Die Blüten dieser F_1 -Individuen waren vollkommen normal ohne Spur von Verdoppelung. Ich hoffe im Sommer 1932 Gelegenheit zu bekommen eine Serie neuer Kreuzungen zwischen Linie 98 einerseits und normalen Biotypen sowie der *pe pe*-Linie, Linie 10, andererseits ausführen zu können.

Bei einem Studium von Tab. 9 sieht man, dass der nach F_2 -Pflanzen *rr* herstammende Teil von F_3 der Kreuz. II eine auffallend niedrige Individuenanzahl hat, trotzdem gleich viele F_2 -Pflanzen zu weiterer Untersuchung in F_3 vom *rr* wie vom *R*-Typus geerntet worden sind. Die Anzahl in F_3 untersuchter Familien nach F_2 *rr* hat übrigens 43 gegenüber 46 nach F_2 *R* betragen, weshalb die geringe Individuenanzahl in der ersten Gruppe nicht auf einer niedrigen Familienanzahl sondern auf einer geringen Anzahl Individuen pro Familie beruhen muss.

Diese Erscheinung gehört allerdings nicht zu dem in dieser Arbeit behandelten Stoff, da es aber von Interesse sein kann einen Beleg für den subletalen Effekt des Gens *r* zu erhalten, habe ich die genannte Differenz und ihre Sicherheit berechnet.

Die Anzahl Pflanzen pro Familie in der *R*-Gruppe betrug in Kreuz. II 26,55 im Mittel, während die *rr*-Gruppe einen mittleren Wert von 14,79 Pflanzen ergab. Die Differenz beträgt also nicht weniger als 11,76 Pflanzen pro Familie und $D/m_{\text{Diff}} = 5,6$.

Diese Differenz kann darauf beruhen, dass die *rr*-Pflanzen in F_2 schwächer gewesen sind und eine geringere Anzahl Samen gegeben haben als die *RR*- und *Rr*-Pflanzen, oder auch darauf, dass in den F_3 -Parzellen der *rr*-Nachkommen mehr Pflanzen zugrunde gegangen sind als in jenen der *R*-Nachkommen. Sei dem wie immer, jedenfalls hat *r* eine starke und statistisch nachweisbare subletale Wirkung gezeigt.

Merkwürdigerweise wird von einem derartigen Effekt von *r* in Kreuzung I nichts wahrgenommen, trotzdem F_3 und auch F_2 dieser beiden Kreuzungen ganz nebeneinander gebaut und in allen kulturtechnischen Hinsichten genau gleich behandelt worden sind.

Auf eine Diskussion will ich mich nicht einlassen, aber es scheint, als ob die in der praktischen Pflanzenzüchtung oft konstatierte Schwäche der *rr*-Sorten unter ungünstigeren äusseren Bedingungen ein spezielles Studium verdienen würde, namentlich da diese Frage nicht geringe praktische Bedeutung besitzt. Dass die Minderwertigkeit des *r*-Genotypus in Konkurrenz mit *R* nicht ausnahmslos ist, wird durch

RASMUSSEN (1927, pag. 26 ff.) gezeigt, der konstatiert, dass die Minderwertigkeit in der Keimfähigkeit der *rr*-Samen bei Anwesenheit des Gens *A* ausgeglichen wird, und durch SIRKS (1928), der den Effekt eines speziellen Gens dem in gewissen Fällen konstatierten schnelleren Wachstum von *R*-Pollenschläuchen zuschreibt.

V. EINE MONOHYBRIDE SPALTUNG MIT DREI PHÄNOTYPEN.

Bei *Pisum* verursachen die meisten Genen vollständige Dominanz oder vollständige Rezessivität einer Eigenschaft. Jedenfalls ist es äusserst selten, dass man bei okulärer Untersuchung den Heterozygoten von dem dominanten Homozygoten unterscheiden kann. Bei Kreuzung zwischen Zuckererbsen und Erbsen mit dicker Membran auf der Innenseite der Hülswand hat man jedoch einen Unterschied in der Dicke der Membran zwischen im dominierenden Gen homozygoten und heterozygoten Individuen feststellen können (bzg. Lit. siehe WELLENSIEK 1925 a). Mit dem Auge allein sind indessen Individuen mit diesen zwei Genotypen unmöglich zu unterscheiden.

Durch mikroskopische Untersuchung der Stärkekörner von *RR*- und *Rr*-Individuen hat man auch phänotypische Unterschiede zwischen den zwei Genotypen feststellen können, indem das Verhältnis zwischen Länge und Breite der Stärkekörner beim Heterozygoten kleiner ist als beim Dominant-Homozygoten und grösser als beim Rezessiv-Homozygoten (KAPPERT 1920).

Erst kürzlich hat DICKERSON (1931) ein Gen, *Ru*, konstatiert, dass bei unreifen wie bei reifen Samen von *Pisum* starke Rotfärbung der Testa verursacht. Bei den unreifen Samen hat dieses Gen dominante Wirkung, bei den reifen aber rezessive. Die unreifen Samen von *Ru ru*-Pflanzen »showed the Ruby character in a somewhat diluted intensity but still distinct«. Auch bei den reifen Samen ist die Farbe der Samenschale bei *ru ru*- und *Ru ru*-Individuen etwas verschieden (bei *Ru Ru* weicht die Farbe der Schale sehr stark von derjenigen der anderen Kombinationen ab).

DE HAAN (1931) weist nach, dass die von ihm beschriebene Blütenfarbe »purple dotted« bei heterozygotischen Individuen (A_2a) bedeutend schwächer ausgebildet ist (»fine purple dotted«) als bei homozygotischen Dominanten (A_2A_2).

H. und O. TEDIN (1928) haben gefunden, dass das von ihnen entdeckte Gen *Mp*, das bei *AA zz*-Samen die Farbe über die ganze Testa »verbreitet«, in heterozygotischer Form keine vollkommene Dominanz

zeigt. *Mp mp* gibt nämlich eine kleine ungefärbte Zone um das Hilum, während bei *mp mp* ein grösseres Feld ungefärbt ist und *Mp Mp* hat vollständig gefärbte Schale. Ein sehr interessantes Verhalten von *Mp* ist, dass dieses Gen einen anderen phänotypischen Effekt nur als Heterozygote bedingt. *Mp mp* hat nämlich einen rostbraunen Fleck über der Radikula, der sowohl bei *Mp Mp* wie bei *mp mp* fehlt. Es verhält sich also nicht so, dass *Mp mp* eine Zwischenstellung zwischen *Mp Mp* und *mp mp* in bezug auf diese Eigenschaft einnimmt, sondern die Eigenschaft rostbraune Radikula tritt nur in Zusammenhang mit dem Genotypus

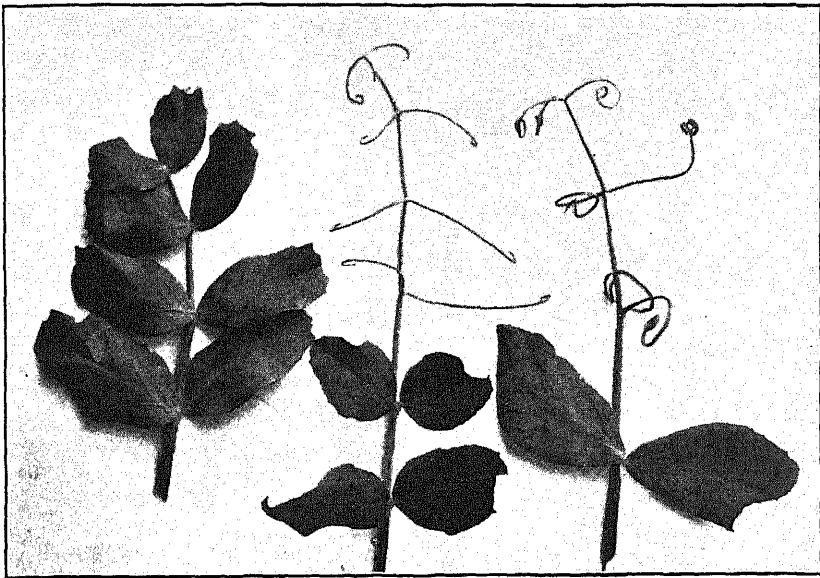


Fig. 5. Blatt (von links nach rechts) ohne Ranken, mit drahtförmigen Ranken (*TlTl*) und schmal bandförmigen Ranken (*TlIl*). Die bandförmigen Ranken sind häufig bedeutend breiter als im Bilde.

Mp mp auf. H. und O. TEDIN heben indessen auch als denkbar hervor, dass dieser letztgenannte Effekt des Gens *Mp* eigentlich auf der Anwesenheit eines anderen, stark mit *Mp* gekoppelten Gens beruhen könnte. Dieses hypothetische Gen bezeichnen die zitierten Verf. mit *Rt*.

WELLENSIEK (1925 b) erwähnt, dass die Dominanz des Gens *Ss* für gerade Hülse nicht vollständig ist. In gewissen Kreuzungen konnte er sogar genau *Ss Ss*, *Ss ss* und *ss ss* voneinander trennen. In bezug auf eine solche Eigenschaft wie die Krümmung der Hülse ist es jedoch schwer bestimmt zu entscheiden, was auf eine Wirkung von *Ss* oder von verschiedenen Nebenfaktoren zurückzuführen ist. Selbst habe ich

auch in einigen Kreuzungen zwischen Biotypen mit gerader und stark gekrümmter Hülse unvollständige Dominanz der Eigenschaft gerade Hülse gefunden (damit aber nicht sicher auf *Ss* zurückzuführen), während in anderen Fällen F_1 vollkommen gerade Hülsen gehabt hat. Dasselbe gilt für F_1 verschiedener Kreuzungen zwischen der Sorte »Pois Sabre« mit revers Krümmung der Hülse und verschiedenen in gewöhnlicher Richtung stark gekrümmten Hülsen. Auch hier war F_1 in gewissen Kreuzungen vollkommen gerade und in anderen schwach gekrümmt (nicht revers gekrümmt sondern in gewöhnlicher Richtung). Als weiteres erschwerendes Moment kommt hinzu, dass, wenn es sich um die Beurteilung der Wirkung von *Ss* in homozygotischer bzw. heterozygotischer Form handelt, hier noch die Krümmung stark durch andere Gene beeinflusst wird, was in bezug auf *N* und *V* gezeigt worden ist (ERNST NILSSON 1929 a).

Es ist sehr wohl möglich, dass weitere Fälle von unvollständiger Dominanz eines Gens in der Literatur erwähnt worden sind, ich habe es aber für die vorliegende kleine Studie als nicht notwendig erachtet dieselbe in ihren Einzelheiten zu studieren.

Bei im Jahre 1925 begonnener Züchtungsarbeit mit Gartenerbsen wurde zu einigen Kreuzungen die Sorte »Acacia« verwendet, bei der die Ranken durch Blättchen ersetzt sind. Die Sorte hat also die Konstitution *tl tl*. Es zeigte sich nun, dass F_1 nicht die gewöhnlichen drahtähnlichen Ranken hatte sondern anstatt solcher bandförmige, in gewissen Fällen von ziemlich grosser Breite. Um zu kontrollieren, ob alle Pflanzen mit bandförmigen Ranken wirklich Heterozygoten waren, und ob alle Heterozygoten bandförmige Ranken hatten, wurde bei der weiteren Arbeit (mit praktischen Zielen) stets vermerkt, ob die ausgewählten Pflanzen drahtförmige, bandförmige oder keine Ranken hatten. Es zeigte sich, dass Nachkommen von Pflanzen mit drahtförmigen Ranken ohne Ausnahme »konstant drahtförmig« waren, während die Nachkommen nach Pflanzen mit bandförmigen Ranken immer in die drei Phänotypen spalteten. Spaltungszahlen wurden damals nicht festgestellt.

Seither habe ich bei einem näheren Studium der Literatur gefunden, dass die unvollständige Dominanz von *Tl* schon früher von zwei Verfassern erwähnt worden ist. So sagt WHITE (1917): »In some crosses, the F_1 tendrils are slightly strapped-shaped, especially in the youngest tendrilled leaves«. Auch SVERDRUP (1927) hebt hervor, dass »the dominance of the normal tendrilled leaf is not quite complete, the heterozygote having more or less strap-shaped tendrils«.

Selbst habe ich in den 15 Kreuzungen $Tl Tl \times tl tl$, die ich in theo-

relischer Absicht, und die etwa 10 in Züchtungsabsicht ausgeführten noch keinen Fall angetroffen, wo $Tl\ tl$ phänotypisch nicht von $Tl\ Tl$ unterschieden werden könnte.

Da, soweit mir bekannt, dies und TEDINS $Mp(Rt)$ -Effekt sowie DE HAANS »purple dotted» und »fine purple dotted» die einzigen Fälle bei *Pisum* sind, wo den drei Genotypen in einer monohybriden Spaltung drei qualitativ verschiedene Phänotypen entsprechen (in den übrigen oben referierten Fällen handelt es sich immer um quantitative Eigenschaften), d. h. die einzigen bekannten Fälle sog. *Zea*-Spaltung, habe ich 1931 die Spaltung in F_2 nach einigen Kreuzungen zwischen »Acacia» und verschiedenen $Tl\ Tl$ -Sorten sowie bei D_1 einiger aus Züchtungsserien ausgewählter Pflanzen mit bandförmigen Ranken gezählt. Es dürfte nämlich nicht ganz ohne Wert sein, namentlich bei Koppelungsuntersuchungen, wenn man mit Sicherheit auch die Heterozygoten in einer spaltenden Generation klassifizieren kann, was bisher nur in bezug auf $Mp(Rt)$ und gewisse Kotyledoneneigenschaften möglich gewesen ist, die schon auf der heterozygotischen Pflanze Spaltung aufweisen.

Das Resultat der Zählungen ist in folgender Übersicht vereinigt.

		Anzahl Individuen		
		mit drahtförmigen	mit bandförmigen	ohne Ranken
Familie aus d. Zücht.-serie	1	4	16	7
» » » »	2	9	8	9
» » » »	3	5	8	3
» » » »	4	4	11	6
» » » »	5	4	15	2
» » » »	6	11	10	6
» » » »	7	0	5	2
» » » »	8	6	10	6
» » » »	9	6	29	7
» » » »	10	1	6	4
» » » »	11	5	7	4
Summen:		55	125	56
F_2 -Generation		70	139	63
»		40	80	52
»		70	119	75
Gesamtsummen:		235	463	246
Pro 4		0,996	1,963	1,041
$D:m_K =$		0,07	0,57	0,73

Die Spaltung weicht, wie ersichtlich, nur sehr wenig von der idealen monohybriden Spaltung ab. Diese Tatsache, sowie die Erscheinung dass die Nachkommen von Pflanzen mit bandförmigen Ranken immer spalten, während die Nachkommen der anderen zwei Phänotypen konstant sind (siehe oben), beweisen zur Genüge, dass die Genotypen $Tl Tl$, $Tl tl$ und $tl tl$ den Phänotypen drahtförmige, bandförmige und keine Ranke entsprechen und dass also *die bandförmige Ranke ein nur in heterozygotischer Form existierender Phänotypus ist*.

Die Breite der bandförmigen Ranken variiert in verschiedenem Material sehr stark, sodass es zuweilen Übung erheischt um die drei Phänotypen fehlerfrei zu sortieren. Hat man dagegen einmal den Blick für den wesentlichen Unterschied zwischen den $Tl Tl$ und $Tl tl$ entsprechenden Phänotypen bekommen, begeht man, auch wenn die bandförmigen Ranken sehr schmal sind, keine Fehler.

Die Variation in der Breite der »Bänder« — in ihrer am wenigsten ausgeprägten Form sind sie *schmal rinnenförmig* — beruht sicherlich ausser auf reinen Milieuverhältnissen auch auf der Wirkung von speziellen Genen für die Grösse der Breite.

Für jene Teile der Untersuchungen, die nebst anderen 1931 ausgeführt worden sind, habe ich von der Kungl. Fysiografiska Sällskapet in Lund ökonomische Unterstützung erhalten, wofür ich hiermit ehrerbietig Dank sage. Gleichzeitig will ich der Leitung von A.-B. Carl Engström in Eslöv und ihrer Saatgutabteilung, Herrn Direktor IVAR M. G. SANDBERG und Herrn Disponenten HERBERT LINDBÄCK für das Entgegenkommen und Verständnis, das sie für meine Arbeit in verschiedener Weise gezeigt haben, danken.

Eslöv im Januar 1932.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. and PELLEW, CAROLINE. 1915. On the genetics of »Rogues» among culinary peas. — Journ. of Genetics V.
2. DICKERSON, L. M. 1931. The inheritance of Ruby seed coat color in Peas. — Journ. of Heredity 22.
3. ERIKSSON, G. 1929. Erbkomplexe des Rotklee und der Erbsen. — Zeitschr. f. Pflanzenzücht. XIV.
4. FRUWIRTH, C. 1924. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Band III. — Berlin.

5. HAAN, H. DE. 1931. Contributions to the genetics of *Pisum*. — *Genetica* XII.
6. KAPPERT, H. 1920. Untersuchungen über den Merkmalskomplex glatte—runzlige Samenoberfläche bei der Erbse. — *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre* XXIV.
7. MÜNTZING, A. 1930. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. — *Hereditas* XIII.
8. NILSSON, ERNST. 1929 a. Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. I. Unterdrückung der Dominanz eines Faktors durch die Wirkung anderer genetischer Faktoren. — *Hereditas* XII.
9. — 1929 b. Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. II. Die Vererbung der rezessiv gelben Kotyledonenfarbe. — *Hereditas* XII.
10. NILSSON, N. HERIBERT. 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. — *Hereditas* I.
11. NILSSON-LEISSNER, G. 1924. Über eine aberrante Form von Wintererbsen. — *Hereditas* V.
12. RASMUSSEN, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — *Hereditas* X.
13. SIRKS, M. J. 1928. Zertationsversuche mit Erbsen. — *Recueil des Travaux botaniques néerlandais*. Vol. XXV a.
14. SVERDRUP, ASLAUG. 1927. Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. — *Journ. of Genetics* XVII.
15. TEDIN, H. and O. 1928. Contributions to the genetics of *Pisum*. V. Seed coat color, linkage and free combination. — *Hereditas* XI.
16. WELLENSIEK, S. J. 1925 a. Genetic monograph on *Pisum*. — *Bibliographia Genetica* II.
17. — 1925 b. *Pisum*-Crosses I. — *Genetica* VII.
18. WHITE, O. E. 1927. Studies of inheritance in *Pisum*. II. The present state of knowledge of heredity and variation in peas. — *Proc. Americ. Philos. Sci.* LVI.

SPONTANE CHROMOSOMENZAHLERHÖHUNG IN POLLENMUTTERZELLEN UND DIE DAMIT VERBUNDENE GEMINIBILDUNG

VON ÅKE GUSTAFSSON

INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, SVALÖF

I.

IN einer Form von *Taraxacum vulgare*, 1930:181, von Gottland, Roma stammend, am 3. 6. 1930 eingesammelt, fand ich im Herbst 1931 in den Diakinesen und Metaphasen gewisser Pollenmutterzellen Kerne mit bedeutend mehr Chromosomen als der somatischen Zahl entsprechend. Dass verschiedene Biotypen derselben Spezies differente Chromosomenzahlen besitzen können, ist seit früher wohl bekannt (siehe z. B. HÅKANSSON 1929, TURESSON 1931), gleichwie dass Pollenkörner einer und derselben Form durch allerlei Störungen der Reduktionsteilung ungleiche Chromosomenbestände bekommen können. Es dürfte zur normalen Physiologie sowohl der mitotischen als meiotischen Kernteilungen gehören, dass Chromosomenzahl und Chromosomenstruktur ab und zu verändert werden, abhängig von abnormen äusseren Reizen (Wärme, Kälte, Radioaktivität etc.) wie auch von inneren spontanen Reaktionen. Fälle wo bei normalen (oder nach allem zu urteilen normalen) äusseren Verhältnissen Störungen in mitotischen Teilungen stattgefunden haben, sind in grosser Anzahl bekannt. Untersuchungen wo Chromosomenstörungen in prämeiotischen oder frühen meiotischen Stadien angetroffen worden sind, sind dagegen nur spärlich veröffentlicht, aber ich bin der bestimmten Ansicht, dass sie in grösserer Ausdehnung vorkommen, als man bisher angenommen hat, und dass auch durch diese Prozesse hochpolyploide Gameten gebildet werden können.

Das von mir untersuchte Material ist in Carnoy (mit Chloroform) fixiert, welche Flüssigkeit ausserordentlich gute Ergebnisse gezeitigt hat, mit 1 % Chromsäurelösung behandelt und dann mit Gentianaviolett gefärbt. Die Schnitte waren meistens 14 μ dick.

Herrn Professor OTTO ROSENBERG, Stockholm, sage ich hiermit meinen herzlichsten Dank für gezeigtes Interesse und den mir zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz im Botanischen Institut, Stockholm, im Frühjahr 1932.

II.

Die Reduktionsteilung in P. M. Z. mit normaler Zahl ($2n = 24$, die Grundzahl der Gattung $= 8$, siehe GUSTAFSSON 1932) erfolgt nach dem bei *Taraxacum* gewöhnlichsten Schema, dem semiheterotypischen,



Fig. 1—8. Normale P. M. Z. 1: Metakinese. 2: Semiheterotypische Teilung. 3: Diakinese (Kernmembran nicht eingezeichnet). 4: Geminus mit Chromatinverbindung. 5 u. 6: Gemini aus zwei Metaph. 7: Homot. Metaph. 8: Restitutionskernbildung. 9: P. M. Z. mit erhöhter Zahl. Verschmelzung von zwei SpindelIn. — [In diesen und folgenden Fig. sind die Chrom. meistens mit zwei Farben gezeichnet um die Grenzen der Chrom. und die Gemini besser hervortreten zu lassen.] — 1—7: Kompensationsok. $25\times$, Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 8—9: K. $10\times$. Imm. $\frac{1}{12}$. Dann auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

bisweilen wie bei *Hieracium boreale* unter Bildung von einigen wenigen Gemini (ROSENBERG 1927). Fig. 1 zeigt eine Metakinese mit 24 ungepaarten Chromosomen von deutlich einfacher Struktur, die homotypi-

sche Längsteilung ist noch nicht zu sehen. Fig. 2 bildet eine semi-heterotypische Teilung ab. In Fig. 3 sieht man eine Diakinese mit drei deutlichen Paaren, von denen das eine Interesse bietet, weil die zwei Chromosomen durch einen groben Chromatinfaden verbunden sind. Fig. 4 zeigt dasselbe Paar von einem zweiten Kern; das Verbindungs-glied ist hier noch kräftiger. Zu beachten ist der deutliche Grössen-unterschied zwischen den zwei Chromosomen, der auch in Fig. 12 und 16 sichtbar ist. Fig. 5 und 6 bilden 1 bzw. 5 Gemini von zwei P. M. Z. im selben Fach ab. Fig. 7 zeigt eine homotype Metaphase mit vier zurückgebliebenen Univalenten in verschiedenen Ebenen, wo drei Chromosomen deutlich längsgespaltet sind. Die späte Entwicklung der P. M. Z. weicht nur wenig von der für *Taraxacum* gewöhnlichen ab. Restitutionskernbildung kommt zahlreich vor (Fig. 8), wie auch Verschmelzung der homotypen Spindel in der zweiten Teilung (Fig. 9), wodurch die Pollenkörner in Dyaden entwickelt werden und somatische Zahlen bekommen. Oft kommt es doch, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Kernfusion, zu einem Zerfall in einer Menge von Kleinkernen — »amitotisch« — so dass diese in den P. M. Z. eine Anzahl von weit mehr als vier erreichen und ohne Ordnung zerstreut liegen.

Die Chromosomenzahlerhöhung hat in dem untersuchten Material von drei Blütenkörbchen stattgefunden und ist also nicht von einer vereinzelter Zelle oder Zellenreihe mit erhöhter Chromatinmenge beruhend, sondern muss als genetisch bestimmt aufgefasst werden und zur normalen Physiologie dieses Biotypus gehören. Nicht nur vereinzelter P. M. Z., sondern meistens ganze Fächer zeigen die vergrösserte Zahl. Charakteristisch ist, dass diese — nach den bisherigen Untersuchungen zu urteilen — immer wenigstens ein Genom umfasst, so dass Zahlen zwischen 24 und 32 nie vorkommen; dagegen gibt es in den P. M. Z. desselben Faches verschiedene Zahlen, meistens in engen Grenzen variierend. Konstatierte Zahlen sind 24, 32, 33, 36—38, 40, 48, 50, 52, (68?), 76, wobei jedoch zu bemerken ist, dass die höchsten nicht mit absoluter Gewissheit bestimmt sind; die Fehlergrenzen sind aber meistens unbedeutend, im letzten Falle z. B. 74—78.

Wie gross die P. M. Z. mit erhöhten Zahlen werden können, zeigen die Fig. 21 a—c, die wahrscheinlich nur eine P. M. Z. abbilden. Das Volumen ist wenigstens 8—10 mal dasjenige der gewöhnlichen P. M. Z. (Fig. 21 d, in gleicher Vergrösserung). Ist die Chromatinmenge dem Volumen proportional, muss diese Zelle eine Zahl von $6 \text{ à } 7 \times 24$ haben, also wenigstens 18-ploid sein.

Tabelle 1 veranschaulicht das Vorkommen von Fächern mit erhöhter Zahl in einem Präparat. Jede Pollenfachsammlung (= die Blüte) repräsentiert eine Einheit, und innerhalb dieser gibt es gewöhn-

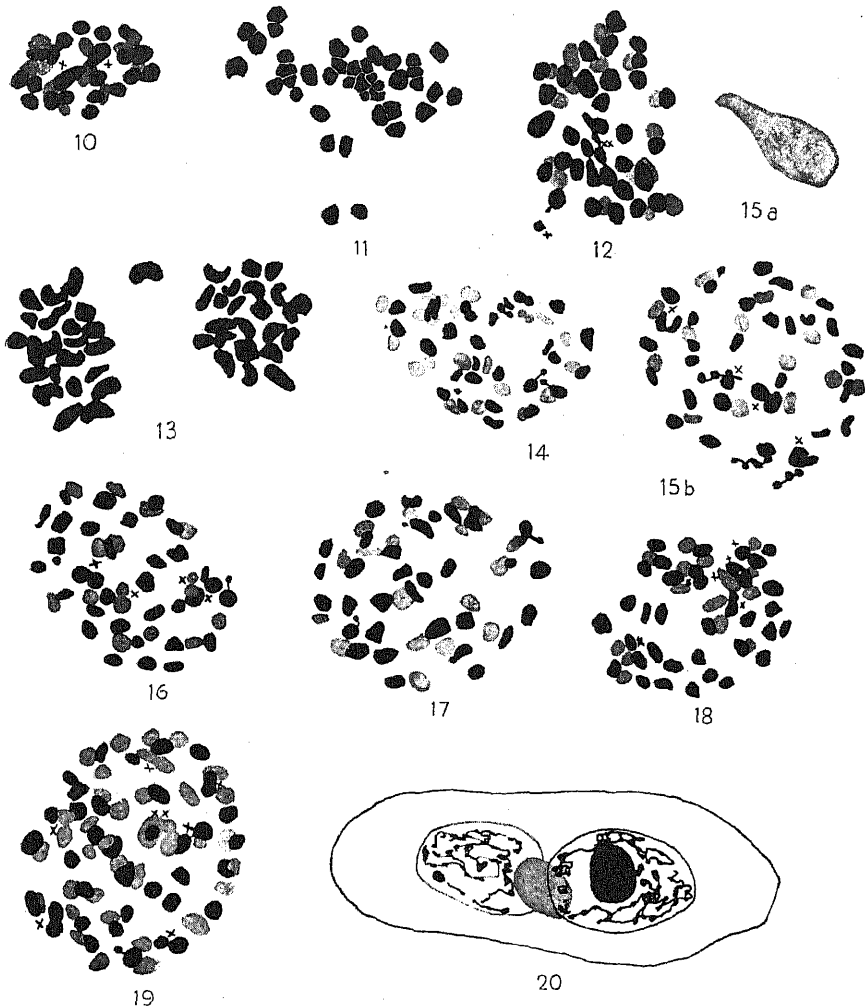


Fig. 10—19. P. M. Z. mit erhöht. Zahlen. 10: Metaph. 11: Semihet. Teil. 12: Metaph. Bei x ein Fragment. 13: Hom. Metaph. 14: Diakin. 15: Diakin. 16: Metakin. 17: Metakin. 18: Metakin. 19: Metakin. 20: Zweikern. P. M. Z. — 10—19: K. 25 \times , Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 20: K. 15 \times . Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

lich 4(—5) Fächer die aneinander grenzen und je eine Reihe P. M. Z. enthalten. (Bei schräger Ausführung der Schnitte treten natürlich auch übereinander Fächer auf; auf diese Erscheinung nehme ich hier keine

Hinsicht. Fächer mit ausgebildetem Pollen sind in der Tabelle nicht aufgenommen.)

TABELLE 1. *Über das Vorkommen von P. M. Z. mit erhöhten Zahlen.*

Schnittreihe	Schnitt	Blüte	Fach	Stadium
1	1	2	1	Metaphase
»	2	2	1	»
2	1	2	1	»
»	2	2	2	Diakinese
»	2	8	3	Metaphase
»	2	9	—	Homotype Teilung
»	3	2	1	Metaphase.
»	3	3	1	»
»	3	8	3	»
»	3	9	—	Interkinese ¹
3	1	3	1	Metaphase
»	1	7	1	Diakinese
»	2	2	1	Metaphase
»	2	3	1	»
»	2	9	1	Homotype Teilung
»	3	2	1	Metaphase
»	3	2	1	»
»	3	2	2	Diakinese
»	3	3	1	Metaphase
»	4	2	1	»
»	4	2	2	Diakinese
»	4	4	4	Interkinese
»	5	2	1	Metaphase
4	1	1	4	Homotype Teilung
»	3	8	4	Interkinese
5	1	1	3	»
»	1	6	1 (?)	Diakinese
»	1	8	4	Interkinese
»	2	2	1	»
»	2	7	1	Diakinese
»	2	8	4	Interkinese
»	3	1	4	Homotype Teilung
»	3	4	—	Interkinese
»	4	8	4	Diakinese
6	2	3	2	Interkinese
»	2	8	4	»
»	3	1	4	»
7	1	4	1	»
»	2	1	1	»
»	2	4	1	Homotype Teilung

¹ Zellen die nur wegen ihrer Grösse auf erhöhte Zahlen deuten.

Deutlich ist also, dass die vergrößerten Zahlen auch in Fächern vorkommen, die ohne jeden Zusammenhang miteinander sind und sich in verschiedenen Teilungsstadien befinden. Freilich scheint es, als wären sie an den Rändern der Schnitte häufiger, aber diese Regel ist nur scheinbar richtig, weil in der Mitte meistens nur Kerne in so frühen Stadien vorkommen, dass die Chromosomenzahlen nicht konstatiert oder Unterschiede zwischen ihnen wegen der verschiedenen Grösse der nicht ausgewachsenen Zellen postuliert werden können. Zahlreiche Messungen anderer Autoren (letzthin von LEVAN 1932) haben nämlich unzweifelhaft gezeigt, dass die Zellengrösse verwandter Arten innerhalb gewisser Grenzen den Chromosomenzahlen proportional ist. Selbst habe ich einige wenige Messungen gemacht, die dasselbe zeigen. Das Produkt grösster Länge und Breite, das wohl meistens dem Volumen der Zelle proportional ist, betrug in folgenden Fällen (Okulare 10, Hom. Imm. $\frac{1}{12}$):

für P. M. Z. mit 24 Chromosomen 268, 300, 320, 322, 325, 340, 350, 368, 388, durchschnittlich 331 Einheiten;

für P. M. Z. mit 32—36 Chromosomen 360, 375, 384, 400, 425, durchschnittlich 389;

für P. M. Z. mit 40 Chromosomen 377, 380, 400, 420, 456, 540, durchschnittlich 430;

für P. M. Z. mit 46—52 Chromosomen 437, 460, 460, 552, 561, 600, 770, 884, durchschnittlich 590 und

für P. M. Z. mit 68—76 Chromosomen 690, 750, 780, 875, 885, 901, 990, 1010, 1050, 1080, durchschnittlich 902.

Obgleich die Anzahl Messungen natürlich statistisch ungenügend ist, zeigen doch die Zahlen die Proportionalität sehr deutlich, und als eine Tatsache folgt also, dass die Chromosomenzahlerhöhung derart oder in einem so frühen Stadium erfolgt sein muss, dass die Abhängigkeit schon in der Diakinese sichtbar wird.

Die verschiedenen denkbaren Wege zur Erklärung dieser Vergrößerung der Chromatinmenge wären:

1. Störungen in den prämeiotischen Teilungen (im Archespor). —
2. Keine Bildung von Wänden zwischen den Tochterkernen. —
3. Verschmelzung von P. M. Z. und wiederholte Kernfusion. —
4. Längsteilung der Chromosomen der meiotischen Prophase. —
5. Längsteilung beim Beginn der Diakinese. —
6. Fragmentierung und Zweiteilung.

Von diesen Prozessen sind 2, 3 und 5 direkt beobachtet worden. Fig. 20 zeigt eine P. M. Z. in frühem Leptotänstadium mit zwei Kernen in etwas verschiedenen Ebenen; wahrscheinlich als eine Folge des

Schneidens und nicht infolge Vorbereitung einer Kernfusion ist der eine Nukleolus aus dem Kern gegliitten. Fig. 23 zeigt eine unzweifelhafte Verschmelzung zwischen zwei jungen Kernen. Zweikernige P. M. Z. sind früher von TAHARA (1910) und GATES und REES (1921) wahrgenommen worden, obgleich sie keine Fusion gesehen haben. Mit Kenntnis der zahlreichen Verschmelzungen, die zwischen den Dyaden- und Tetradenkernen der P. M. Z. vorkommen, besonders in *Taraxacum* und *Hieracium* aber zweifellos auch im ganzen Pflanzenreich, dürfte dieser

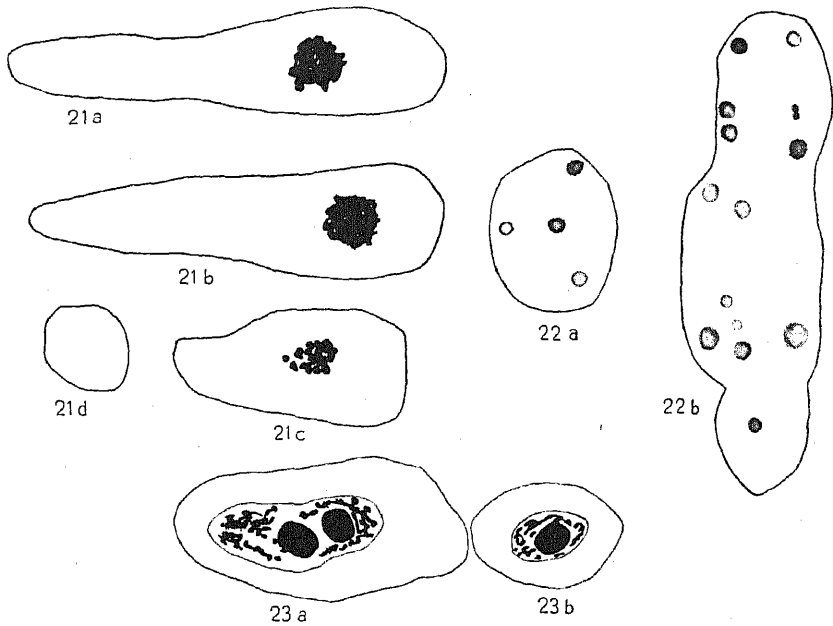


Fig. 21 a, b, c: Eine P. M. Z. in drei Schnitten. d: Normale P. M. Z. 22 a: Normale P. M. Z. 22 b: Verschmelzung von drei P. M. Z. 23 a: Fusionierte Kerne einer P. M. Z. vor der Meiose. 23 b: Normale P. M. Z. in demselben Stadium. — 21: K. 10 \times , Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 22: K. 15 \times , Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$. 23: K. 15 \times , Zeiss hom. Imm. $\frac{1}{12}$. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Bildungsweg von disomatischen Kernen vegetativer Herkunft als eine bedeutend häufigere Erscheinung zu betrachten sein, als bisher angenommen worden ist. Auch nicht echte Bastardbildung bei Chimären durch eine solche Verschmelzung ist als unmöglich zu betrachten. Fig. 22 b zeigt einen Fall, wo drei P. M. Z. verschmolzen sind; ob erst in späteren Stadien oder möglicherweise früher lässt sich unmöglich entscheiden. Man sieht 13 Nukleolen und 2 Chromosomenhälften, die ohne Membran im Plasma isoliert liegen. Solche Bildungen sind mehr-

mals wahrgenommen worden. Fig. 22 *a* ist eine P. M. Z. in derselben Vergrößerung zum Vergleich. Die Entstehung polyploider Gameten durch wiederholte Restitutionskernbildung ist nicht unwahrscheinlich.

Ein Vergleich zwischen Fig. 1—7 und 10—19 zeigt, dass die Chromosomengröße trotz der Zahlenerhöhung nicht abgenommen hat. Eine Zweiteilung kann also nicht die Ursache dieser sein, auch wenn sich dann und wann Fragmente in dieser Weise bilden. Solche kommen nämlich oft vor (Fig. 12, 15 *b*). Ihre Bildung aus Satelliten ist nicht unmöglich, in den meisten Fällen sind sie jedoch grösser. Fig. 15 *b* liefert eine plausible Erklärung; drei Chromosomen besitzen noch das für frühere Stadien charakteristische korkzieher- oder perlenschnur-ähnliche Aussehen. Eines von diesen, mit einem normalen diakinetischen Chromosom gepaart, endet mit einem Chromatinfaden ohne die gewöhnliche Verdickung am Ende. Ganz oben links im selben Schnitt sieht man aber einen Chromatinklump (in der Fig. ein wenig zu deutlich markiert) mit einem schwachen Faden, der nicht dem Chromosom unten angehört. Vielleicht ist die Fragmentbildung in anderen Fällen auf dieselbe oder ähnliche Weise zu erklären. Klümpe von Trabanten-größe gleichen bisweilen dadurch Fragmenten, dass die Satellitenschäfte ungefärbt oder nur sehr schwach gegen die Kernsubstanz markiert sind (Fig. 14, 16, 17).

Charakteristisch für alle Diakinesen und Metaphasen mit der somatischen Zahl ist die deutlich einfache Struktur der Chromosomen (Fig. 1—3). Es ist bekannt, dass in *Hieracium* nicht nur einzelne diakinetische Chromosomen längsgeteilt sind, sondern diese Neigung ist bei gewissen Biotypen so stark ausgeprägt, dass die meiotische Teilung durch eine mitotische ersetzt wird, mit sämtlichen Chromosomen halbiert (*H. pseudoillyricum*). Diesen Fall habe ich in *Taraxacum* noch nicht wahrgenommen, wohl aber dass vereinzelte Elemente längsgeteilt werden. Auch Zellen dieses Biotypus mit variierender Zahl zeigen sehr selten diese mitotische Tendenz; Fig. 14 illustriert aber einen solchen Kern, wo 8—10 Chromosomenhälften deutlich sichtbar sind, die in zwei oder drei Fällen nicht einmal einander berühren. Aus dieser Ursache bin ich geneigt zu behaupten, dass die Zahlenerhöhung in keinem Zusammenhang mit einer diakinetischen Längsteilung steht, wenn auch bisweilen eine sekundäre Vergrößerung der Chromatinmenge auf diesem Weg erfolgt sein kann. Die primäre Erhöhung muss, wie früher gezeigt wurde (S. 105), vor der Diakinese und Metaphase eingetroffen sein, weil die Zellengröße schon in diesen Stadien der Chromosomenzahl proportional angewachsen ist. Es liegen auch keine

Gründe vor, die für eine wiederholte Längsteilung während der meiotischen Prophase sprechen, obgleich diese Erklärungsweise natürlich nicht undenkbar ist.

Für die richtige Auffassung der Entstehung dieser polyploiden P. M. Z. ist die Desorganisation der Tapetenzellen von ausserordentlich grossem Interesse. Diese pflegen ja im allgemeinen aufgelöst zu werden, ehe der Pollen fertiggebildet ist. Degenerationserscheinungen, in der Bildung von hyperploiden und polyploiden Kernen, Verschmelzung von Spindeln, fehlende Ausbildung dieser in den Mitosen etc. bestehend, treten auf (GUIGNARD 1897, TAHARA 1910, GATES und REES 1921). Die zwei letzten Verfasser haben Tapetenzellen wahrgenommen, die ganz und gar das Aussehen von P. M. Z. haben. Die Erklärung, die MEYER (1925) für das Auftreten tetra-, hexa- und oktaploider Tapetenkerne bei *Leontodon autumnalis* gegeben hat, scheint mir gut für P. M. Z. bei *Taraxacum* verwendbar. Die haploide Chromosomenzahl der von MEYER untersuchten Art war 6, aber in gewissen Tapetenzellen traten oft Störungen auf, sodass die Chromosomen freilich eine oder mehrere mitotische Teilungen ausführten, aber die Kernwand wurde nicht aufgelöst, und in derselben Kernhöhle wurden ungefähr 24, 36 oder 48 Elemente wahrgenommen.

Auch in Zellen des Embryosackes entstehen bisweilen Kerne mit erhöhten Zahlen. In der Literatur der älteren Zytologie wurden diese Befunde mehrmals herangezogen, um die Individualität und Konstanz der Chromosomen und Chromosomenzahlen zu verneinen. Entdeckt wurde die Sache durch GUIGNARD 1892, weiter studiert von SARGANT 1896, MOTTIER 1898 (Literatur siehe STRASBURGER 1908), bis es STRASBURGER gelang, diese Probleme klarzulegen. Mehrmals wurde nämlich konstatiert, dass der untere Kern der Embryosackanlage bei verschiedenen *Lilium*-Arten bedeutend höhere Zahlen als die haploide ($n = 12$) enthielt. So fand z. B. SARGANT einmal Kerne mit 20 Chromosomen, neunmal mit 24, fünfmal mit 28, und zehnmal mit 32, während MOTTIER 20—24 und 30 Chromosomen sah. STRASBURGER zeigte, dass wiederholte Längsteilungen innerhalb gemeinsamer Kernmembranen die Ursache dieser Erscheinung waren. Der obere Kern war jedoch immer mit der normalen Zahl versehen, sodass die Embryonen nie anders als diploid wurden. Der Parallelismus dieser Befunde von wiederholten Längsteilungen als Ursache der Chromosomenzahlerhöhung mit MEYERS Resultaten bei *Leontodon* und denjenigen meiner bei *Taraxacum* ist ja ganz evident.

Obgleich noch keine eigenen Untersuchungen der prämeiotischen

Stadien vorliegen, bin ich geneigt anzunehmen, dass die Vergrößerung der Zahl dieses Biotypus in den meisten Fällen auf ähnliche Weise zu erklären ist, wie sie MEYER und STRASBURGER geschildert haben, dass jedoch auch durch Verschmelzung von vegetativen Kernen und Spindeln, sowie durch Längsteilung in der meiotischen Prophase hypersomatische und polysomatische Zellen gebildet werden können. Es ist meine Überzeugung, dass somatische Chromosomenabberationen in weit grösserer Ausdehnung vorkommen, als bisher angenommen worden ist, und besonders dürften die Teilungen vor der Meiose für ihre richtige Durchführung von Bedeutung sein. Es ist meine Absicht diese Fragen im Sommer 1932 an Material von diesem und auch anderen *Taraxacum*-Biotypen näher zu untersuchen.

III.

Das vertiefte Studium der Chiasmatypie hat gezeigt, dass die Chromosomenpaarung auf die Homologie der Chromosomen und die gleichartige Lage der Chromomeren (»Genen«) in diesen zurückzuführen ist, woneben das Vorkommen der Ringe und Ketten durch den Austausch von Endstücken nicht homologer Chromosomen als erklärt angenommen wird (BELLING, HÅKANSSON, DARLINGTON). Der Gedanke, dass die Ringbildung von einem bestimmten Gen verursacht wird, ist von mehreren Autoren diskutiert worden (Literatur siehe z. B. HÅKANSSON 1930) und es dünkt mir, als ob die erste Theorie zu sehr die Bedeutung der elektrischen Erscheinungen in den kolloiden Phasen des Zellkerns ignoriert. Bei polyploiden Bastarden sind ja sowohl Multivalente-, als Ketten- und Ringbildung stark variabel.

Als ich anfänglich Diakinesen mit vergrößerten Zahlen fand, schien es mir, dass hochvalente Verbindungen existieren sollten, weil natürlich homologe Chromosomen in grosser Anzahl zu erwarten waren. Ein vertiefteres Studium zeigte aber, dass ganz wie in gewöhnlichen P. M. Z. nur einzelne bis gar keine Gemini gebildet wurden, noch weniger Ketten, Ringe oder Multivalenten, woraus der Schluss zu ziehen sein dürfte, dass diese Bildungen in den meisten Fällen (wahrscheinlich aber nicht in allen!) auf homologe Chromosomen oder Chromosomenenden zurückgeführt werden können, aber dass das Vorkommen dieser gar nicht immer Gemini-, Multivalente- oder Ringbildung bedingt. Die Regel dass Autopolyploidie mit der Anwesenheit von Polyvalenten verbunden ist, ist also nicht unbeschränkt gültig. Fig. 10 zeigt eine Metaphase mit 32 Chromosomen und eine Bivalente (x), Fig. 11 eine semiheterotypische

Teilung mit 40 Chromosomen, Fig. 12 eine Metaphase mit 48 Chromosomen und zwei Paaren. Bei xx sieht man eine Bildung einer Trivalenten ähnlich, die aber wahrscheinlich ein Geminus ist, dessen oberes Chromosom stark ausgezogen ist, eine Art Chromomerenstruktur zeigend, die den drei Chromosomen in Fig. 15 *b* gleicht. Das vollständige Ausziehen der Chromosomen zur Perlenschnurform habe ich in anderen Biotypen wahrgenommen. Fig. 14 bildet eine Diakinese mit ungefähr 48 ungepaarten Chromosomen ab, Fig. 15 eine Diakinese mit ihrem eigentümlich geformten Nukleolus (*a*) und 4 Paare (x), Fig. 16 eine Metakinese mit 50 Chromosomen und 4 Gemini, Fig. 17 eine Metakinese mit 50 ungepaarten deutlich einfachen Elementen, Fig. 18 eine Metakinese mit 52 Chromosomen und 6 Gemini. Fig. 19 schliesslich zeigt eine Metakinese aus 76 Chromosomen bestehend (also ein hypertrisomatischer oder hypernonoploider Kern), mit nur 6 (5?) deutlichen gesonderten Bivalenten nebst einem Fall von sekundärer Assoziation (xx , siehe LAWRENCE 1931), wo die Gemini nahe aneinander aber ohne jede Chromatinverbindung liegen, den kleinsten Grad der Affinität zwischen den Chromosomen repräsentierend, von der Geminibildung abgesehen.

Ein besonderer Unterschied zwischen 24- und 76-chromosomigen P. M. Z. dürfte also wahrscheinlich nicht existieren, und es ist nicht unmöglich, dass 8 Bivalente auch in den triploiden Kernen dieses Biotypus die höchste denkbare Bindung (Hybridenbesatz $8_{II} + 8!$) bezeichnen, obgleich äussere modifizierende Einflüsse, z. B. Nahrungszufuhr oder innere, genetisch bestimmte Faktoren, die an und für sich schwache Affinität vermindern. Der Gedanke liegt nicht fern, dass die Ursache der mangelhaften Paarung der polysomatischen Kerne, wo vollständig homologe Chromosomen in gewaltiger Zahl vorkommen müssen, wie die Asyndese der Gattungen *Zea* (BEADLE 1930) und *Hordeum* (EKSTRAND 1932), in vereinzelten determinierenden Genen zu suchen ist.

IV.

In einer interessanten Abhandlung hat DARLINGTON 1932 die in der Literatur vorkommenden Fälle gesammelt, wo die meiotische Paarung und überhaupt das Verhalten der Chromosomen von der genotypischen Konstitution bedingt werden, und spricht gleichzeitig den von phylogenetischen Gesichtspunkt wertvollen Gedanken aus, dass die Reduktionsteilung ein sekundäres Entwicklungsprodukt der somatischen Mitose ist. Wie bekannt gibt es innerhalb der untersuchten, apomikti-

TABELLE 2. Degenerationserscheinungen der P. M. Z. in den am besten bekannten apomiktischen Gattungen.

Gattung	Nur ♀- Organe wer- den gebildet	Anstatt Pollenfächer eine Reihe degen. Zellen	P. M. Z. degen. vor der Meta- phase	Im Archespor- genet. be- dingte Chromos.- störungen	Blüten wer- den nie ge- öffnet, son- dern bleiben engerollt	Im selben Körbchen sowohl ein- gerollte als geöffnete Blüten
<i>Taraxacum</i>	<i>Spectabilia</i> , <i>Palustria</i> , (<i>Erythro-</i> <i>sperma</i> ?)	<i>Erythro-</i> <i>sperma</i>	? OSAWA, 1913; SEARS, 1922	Vorlie- gende Ab- handlung	Z. B. <i>T. crocodes</i> Dt.	Z. B. <i>T. brachy-</i> <i>glossum</i> Dt.
<i>Archieracium</i>					?	?
<i>Alchemilla</i>			MURBECK, 1901			
<i>Pilosella</i>						
<i>Rosa</i>						
<i>Rubus</i>						
	Anstatt Meiose Längsteil. sämtl. Chro- mosomen	Einzelne diak. Chro- mosomen längsgeteilt	»Kontrak- tionskern- bildung«	Nie Gemini- bildung	Varlierende Zahl Gemini (O-wenige)	Anaphasen nie gebildet. Passive Kern- wandbild. ringsum die starren Chromos.
<i>Taraxacum</i>		<i>Vulgaria</i>		<i>Obliqua</i> , <i>Vulgaria</i>	<i>Vulgaria</i>	<i>Vulgaria</i>
<i>Archieracium</i>	ROSEN- BERG, 1917, 1927	?	ROSEN- BERG, 1927	ROSEN- BERG, 1927	ROSEN- BERG, 1917, 1927	?
<i>Alchemilla</i>						
<i>Pilosella</i>						
<i>Rosa</i>						
<i>Rubus</i>						
	Tetraden ge- bildet aber die gemein- same Wand wird nicht aufgelöst	Restitutions- kernbildung von deg. Natur	Vollständige (oder bei- nahe vollst.) Gemini- bildung	Hybriden- besatz mit konstanter Geminizahl	Multivalen- te-, Ketten- oder Ring- bildung	
<i>Taraxacum</i>		<i>Vulgaria</i>	<i>Vulgaria</i> <i>Erythro-</i> <i>sperma</i> , u. a.	?	<i>Vulgaria</i> u. a.	
<i>Archieracium</i>		?				
<i>Alchemilla</i>	MURBECK, 1901		?			
<i>Pilosella</i>			ROSEN- BERG, 1917		Nach mündl. Mitteil. von Prof. ROSEN- BERG	
<i>Rosa</i>				TÄCKHOLM, 1922		
<i>Rubus</i>			CRANE und DARLING- TON, 1927	?	CRANE und DARLING- TON, 1927	

schen Gruppen von *Taraxacum* und *Archieracium* somatische Parthenogenese, und fakultative Sexualität ist nicht vorhanden, sofern die zytologischen Beobachtungen von MURBECK und ROSENBERG, als auch die Kreuzungs- und Kastrationsversuche von RAUNKIÆR, OSTENFELD und meine eigenen verallgemeinert werden können. Hybridisierung in diesen Formenkreisen ist somit jetzt mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen, und die Bildungsweise der vereinzelt Biotypen dürfte auf vegetativem Wege erfolgt sein (experimentelle Beweise bei OSTENFELD 1921). Der Pollen ist also wahrscheinlich ganz überflüssig, und die Degenerationserscheinungen bei der Geschlechtszellenbildung sind auch stark ausgeprägt, ohne Zweifel stärker als bei den meisten Artbastarden. Tabelle 2 zeigt den Verlauf der Blüten- und Pollenbildung innerhalb der wichtigsten bekannten apomiktischen Gattungen; die in der Tabelle für *Taraxacum* gemachten Angaben sind grösstenteils eigenen Untersuchungen entnommen.

Es ist offenbar, dass Gruppen wie *Rosa*, *Rubus* und *Hieracium Pileosella*, wo fakultative Sexualität bewiesen ist, sich bestimmt anders als die obligat apomiktischen verhalten, obgleich im grossen gesehen primäre Hybridisierung innerhalb sämtlicher als für die Entstehung von Polyploidie und Heterozygotie notwendig postuliert werden muss. Nimmt man an, dass die sekundäre Formenbildung bei *Taraxacum* und *Archieracium* durch eine Reihe vegetativer Genotypenveränderungen («Embryomutationen») erfolgt, liegt der Gedanke nahe, dass auch die Gene, welche die Entwicklungsweise der männlichen Organe bestimmen und die mehr oder weniger morphologischen Äusserungen fehlen, im Verlauf der Zeiten verloren gegangen sind, wodurch die überflüssige Reduktionsteilung ihren mitotischen Charakter erhält oder die P. M. Z. überhaupt aufhören entwickelt zu werden. Interessant ist nämlich, insofern die bisherigen Untersuchungen verallgemeinert werden können, dass bei *Taraxacum*-Biotypen die Pollendegeneration zur vollständigen Unterdrückung des männlichen Apparates führt, während bei *Archieracium* die Tendenz die meiotische durch eine mitotische Teilung zu ersetzen vorhanden ist.

Die zwei hier beschriebenen Fälle: Erhöhung der Chromosomenzahl durch wiederholte Längsspaltung (ohne entsprechende Auflösung der Kernmembran) und mangelnde Paarung trotz mit Notwendigkeit ausgeprägter Chromosomenhomologie halte ich für zwei Glieder in diesem Degenerationsprozess, durch den Verlust von Genen bedingt, die den »normalen« Verlauf der Meiose regulieren, und nicht als eine direkte Folge der Hybridisierung wie semiheterotypische Teilung, Vorkommen

von vereinzelt Univalenten etc., was bei den Artbastarden unzweifelhaft das häufigste ist. Gleichzeitig ist es meine bestimmte Ansicht, dass ein entsprechender Genenverlust bisweilen — ganz wie andere Genenmutationen — bei sexuellen Biotypen eintreffen (vgl. BAURS Mutationen in *Antirrhinum*, wo das männliche Geschlecht oft unterdrückt wird!) und die Bildung polyploider P. M. Z. und Gameten verursachen können. Das Studium dieser Degenerationserscheinungen dürfte deshalb auch vom allgemeinen genetischen Gesichtspunkt nicht ohne Wert sein.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. In einem Biotypus (1930:181), dem *Taraxacum vulgare*-Komplexe angehörig, wurden als eine normale Erscheinung einzelne P. M. Z. oder ganze Fächer mit erhöhten Chromosomenzahlen entdeckt.

2. Zahlen von 24 (die gewöhnliche Zahl), 32, 33, 36—38, 40, 48, 50, 52, (68?), 76 traten auf.

3. Wie u. a. STRASBURGER und MEYER für deg. Zellen in den Geschlechtsapparaten gezeigt haben, wird diese Erscheinung durch wiederholte Längsteilungen der Chromosomen ohne Auflösung der Kernmembran, und zwar hier in prämeiotischen Stadien erklärt.

4. Trotz mit Notwendigkeit hoher Chromosomenhomologie wurde keine grössere Zahl von Gemini als in normalen P. M. Z. gefunden. Vielleicht spielen rezessive Genen, die die Paarung unterdrücken, eine Rolle.

5. Die in *Taraxacum* und *Archieracium* auftretenden Degenerationsprozesse des ♂-Apparates werden durch die Annahme eines Ausfalles von Genen, welche die normale Meiose regulieren, erklärt.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BEADLE, G. W. 1930. Genetical and cytological studies of Mendelian asynapsis in *Zea mays*. — Cornell Univ. Agr. Exp. Stat. Mem. 129.
2. DARLINGTON, C. D. 1932. The control of the chromosomes by the genotype and its bearing on some evolutionary problems. — Amer. Natur. LXVI.
3. EKSTRAND, H. 1932. Ein Fall von erblicher Asyndese bei *Hordeum*. — Sv. Bot. Tidskr. 26. (Im Druck.)
4. GATES, R. R. and REES, E. M. 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. — Ann. of Bot. 35.
5. GUIGNARD, L. 1897. Les centres cinétiques chez les végétaux. — Ann. Sci. nat. Bot. Sér. 8, 6.
6. GUSTAFSSON, Å. 1932. Zytologische und experimentelle Studien in der Gattung *Taraxacum*. — Hereditas XVI.

7. HÅKANSSON, A. 1929. Über verschiedene Chromosomenzahlen in *Scirpus palustris* L. — Hereditas XIII.
8. — 1930. Zur Zytologie trisomischer Mutanten aus *Oenothera Lamarckiana*. — Hereditas XIV.
9. LAWRENCE, W. J. C. 1931. The secondary association of chromosomes. — Cytologia 2.
10. LEVAN, A. 1932. Cytological studies in *Allium*. II. Chromosome morphological contributions. — Hereditas XVI.
11. MEYER, K. 1925. Über die Entwicklung des Pollens bei *Leontodon autumnalis* L. — Ber. d. deutsch. bot. Ges. XLIII.
12. MURBECK, Sv. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. — Lunds Univ. Årsskr. 36, Avd. 2.
13. OSAWA, J. 1913. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. — Arch. f. Zellforsch. 10.
14. OSTENFELD, C. H. 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium*, subgenus *Archieracium*. — Journ. of Gen. 11.
15. ROSENBERG, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. — Sv. Bot. Tidskr. 11.
16. — 1927. Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. — Hereditas VIII.
17. SEARS, P. B. 1922. Variations in cytology and gross morphology of *Taraxacum*. — Bot. Gaz. 73.
18. STRASBURGER, E. 1908. Chromosomenzahlen, Plasmastruktur, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. — Jb. f. wiss. Bot. 45.
19. TAHARA, M. 1910. Über die Kernteilung bei *Morus*. — Bot. Mag., Tokyo, 24.
20. TURESSON, G. 1931. Über verschiedene Chromosomenzahlen in *Allium schoenoprasum*. — Bot. Not.
21. TÄCKHOLM, G. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. — Act. Hort. Berg. 7.

ZUSATZ IN DER KORREKTUR.

In einer in japanischer Sprache geschriebenen Arbeit berichtet N. SHIMOTOMAI [Über die abnorme Reduktionsteilung in P. M. Z. die einen riesigen Kern oder überzählige Zwergkerne enthalten. — Bot. Mag., Tokyo, 45 (1931)] über P. M. Z. einer *Chrysanthemum*-Form die erhöhte Anzahlen von Chromosomen erhalten haben, und glaubt die Ursache hierfür in gestörten Teilungen des Archespors suchen zu können. Ganz neulich hat auch A. A. MOFFETT [Studies on the formation of multinuclear giant pollen grains in *Kniphofia*. — Journ. of Gen. 25 (1932)] einen Fund von P. M. Z. mit erhöhten Chromosomenzahlen bei *Kniphofia Nelsonii* veröffentlicht. Hier traten Oktavalenten, Quadrivalenten etc. auf. Er führt die Erhöhung der Chromosomenzahl auf somatische Verdoppelungen in prämeiotischen Stadien zurück.

Diese zwei Arbeiten bestätigen meine oben ausgesprochene Vermutung, dass hochpolyploide Gameten durch Störungen im Archespor entstehen können. Diese sind somit von allergrösster Bedeutung für die Entstehung der polyploiden Reihen im Pflanzenreich.

ÜBER EINE FORM VON PRIMULA OFFICINALIS MIT PISTILLOIDEN STAUBGEFÄSSEN UND IHRE VERERBUNG

VON K. V. OSSIAN DAHLGREN
UPPSALA

(With a summary in English)

IM Jahre 1920 erhielt ich von meinem Kollegen, Herrn Privatdozent Dr. I. ARWIDSSON, ein lebendes Exemplar einer sonderbaren Form von *Primula officinalis*, das er in dem sogen. Südwalde der Stadt Mariefred (am Mälar-See, Schweden), unmittelbar südlich von Karlsborg ausgegraben hatte. Es wurde in den hiesigen botanischen Garten eingepflanzt und hat diese Abhandlung veranlasst.

I. PISTILLOIDIE BEI PRIMULA.

Die Blüten fielen sofort auf, da der Kronensaum — der nur wenig oder auch gar nicht aus dem Kelchbecher hervorragte — ein eigentümlich zusammengezogenes geradezu knautschiges Aussehen hatte. Wenn man die Figuren 1, 3 und 4 mit Fig. 2 vergleicht, sieht man deutlich den Unterschied zwischen dem betreffenden Kronensaum und dem der normalen langgriffeligen Blüten. Durch die erwähnte knautschige Form der Petalen wird oft die Mündung des Corollatubus mehr oder weniger verstopft. Die Blumenblätter sind lichter gelb als bei normalen Pflanzen.

Beim Aufschlitzen einer solchen Blüte fällt auf, dass keine Staubgefäße da sind. An ihrer Stelle sind fünf überzählige Stempel (Fig. 1 und 6) vorhanden. Sonderbarerweise sind diese eigentümlichen Bildungen genau hypogyn inseriert, befinden sich also nicht da, wo die Staubgefäße sonst normalerweise ihren Sitz haben (Fig. 5).

Die pistilloiden Staubgefäße tragen an der Spitze ihrer langen Griffel einen in der Regel gut entwickelten Narbenkopf, dessen Papillen auch lang sind wie die der normalen Narben. Die Pflanze ist also longistyl. Die Narben der überzähligen Pistillen reichen gewöhnlich in der Röhre weit an dem Platz vorbei, wo sich die Staubgefäße normalerweise befinden (vgl. Fig. 5 und 6!). Die Griffel sind meistens faden dünn und nicht selten unregelmässig gekrümmt. Von Fruchtknoten oder Samenanlagen ist oft nichts zu sehen (vgl. unten!).

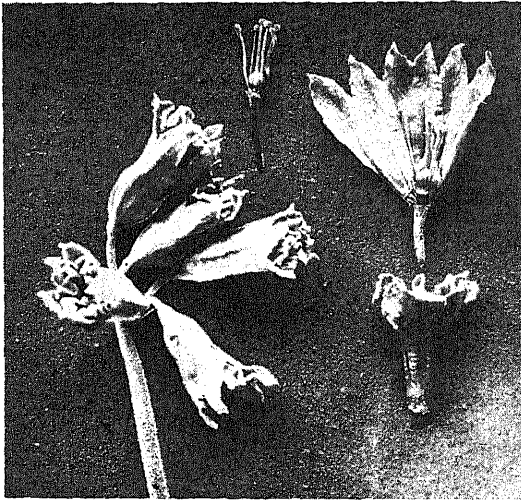


Fig. 1. *Primula officinalis*. Blüten der ursprünglichen Pflanze aus Mariefred mit pistilloiden Staubgefäßen. Links eine ganze Dolde; oben das Gynäceum und die fünf überzähligen Pistille einer Blütenknospe; rechts oben eine aufgeschlitzte Blüte, in der die — rechts unten abgebildete — Corolla entfernt ist.

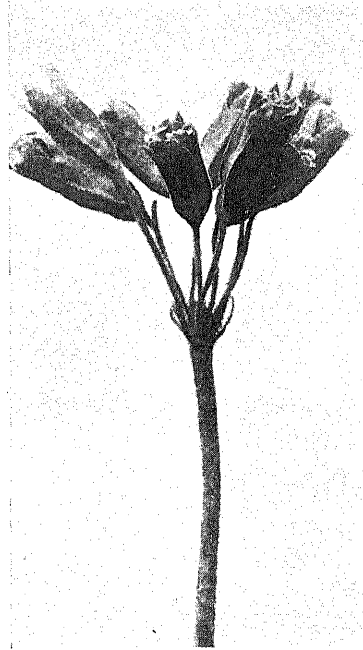


Fig. 3. Blütenstand einer langgriffeligen F_2 -Pflanze von *Primula officinalis*, die pistilloide Staubgefäße hat.

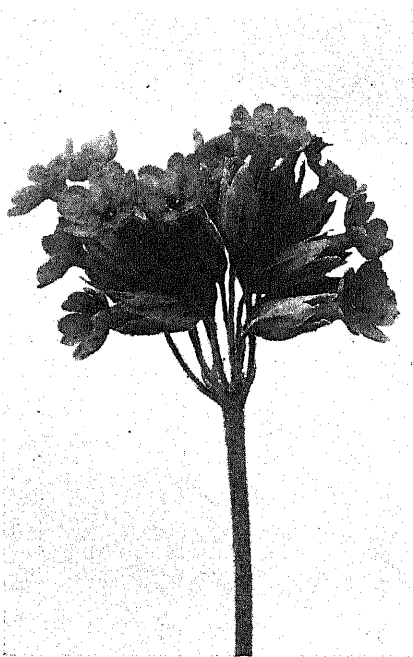


Fig. 2. Blütenstand einer normalen langgriffeligen F_2 -Pflanze von *Primula officinalis*.

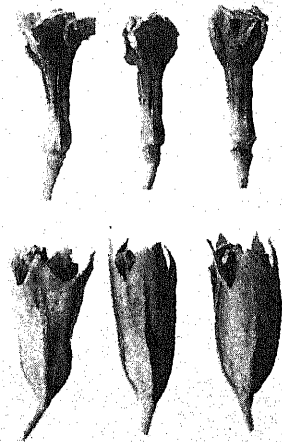


Fig. 4. *Primula officinalis*. Blüten von F_2 -Pflanzen mit pistilloiden Staubgefäßen. Die obere Reihe mit entfernten Calyxbechern.

Zuweilen sind die pistilloiden Bildungen anders entwickelt, nämlich als schmale Bändchen und mit einem Narbenteil, der nicht kugelförmig und auch weniger scharf abgesetzt ist (Fig. 7). Ganz vereinzelt können sie auch verzweigt sein, besonders in ihrem unteren Teil, der gern etwas erweitert ist und typische Samenanlagen tragen kann. Wie aus den Figuren hervorgeht, können beide Typen in einer und derselben Blüte vorkommen. Ihre Anzahl beträgt selten mehr als fünf (Fig. 7).

Aus meinen Aufzeichnungen ersehe ich, dass ein ähnlicher Fund derselben Art wie unsre Schlüsselblume in der Schweiz gemacht worden ist. Die Pflanze wurde von W. RYTZ (1922, S. XXVI) bei der Sitzung in der Berner botanischen Gesellschaft am 17. Oktober 1921 gezeigt. Ich führe hier seinen kurzgefassten Autobericht an, teils weil er in PENZIGS

Pflanzenzenteratologie nicht zitiert ist, teils weil er in einer nicht immer leicht zugänglichen Schrift publiziert ist: »*Primula veris* vom Tschingel (Kiental, Berner Oberland) April 1921, leg. Frl. R. MÜNGER. Blumenkrone wenig länger als der Kelch, fast

schwefelgelb, nur um die Mittel- und Commissuralnerven dunkelgelb. An Stelle der Staubblätter 5 Gebilde, die zum Teil von der Krone getrennt, am Grunde derselben entspringen. Oberes Ende griffelartig, keulenförmig, meist im letzten Drittel eingerollt. Untere Partie mit

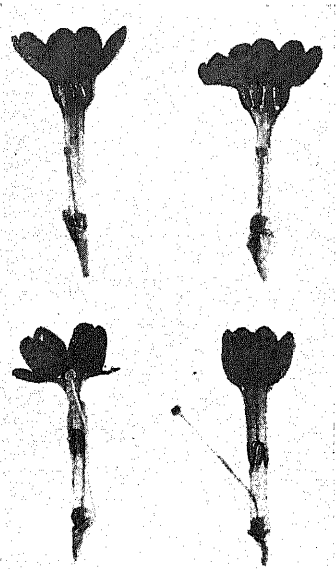


Fig. 5. Normale brevi- und longistyle Blüten von *Primula officinalis*.

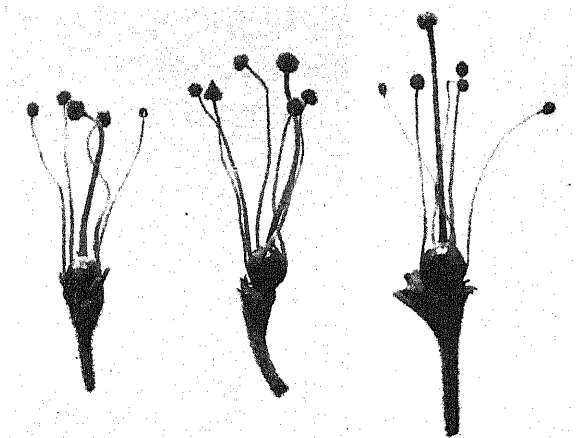


Fig. 6. *Primula officinalis*. Andröceum in pistilloide Bildungen, jedoch ohne Fruchtknoten, umgewandelt.

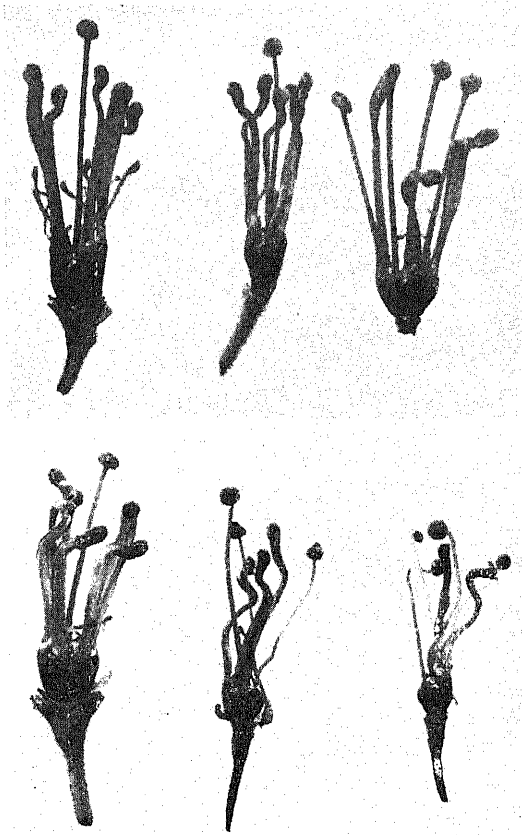


Fig. 7. *Primula officinalis*. Andere Ausbildungsformen des Andröceums als diejenigen in Fig. 6. Links unten sieht man undeutlich ein Paar Reihen von Samenanlagen.

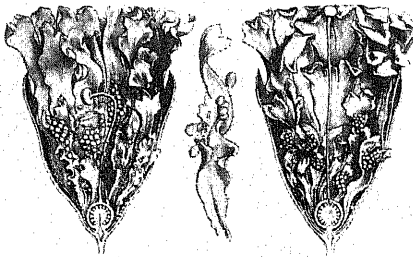


Fig. 8. Abnorme Blüten von *Primula acaulis* mit blattähnlichen Antherenbildungen, die Samenanlagen tragen. (Nach MASTERS 1875).

randständigen, knötchenförmigen Protuberanzen. Einige derselben besitzen deutlich die Gestalt von Samenanlagen. Es handelt sich offenbar um rudimentäre Fruchtblätter an Stelle der Staubblätter. Mitunter fanden sich auf der Aussenseite dieser Fruchtblätter noch blumenkronartige Anhänge. Der Griffel in der Mitte der Blüte war wieder normal entwickelt (kurz)». Die Ähnlichkeit dieser Form mit der unsrigen ist ja in vielen Hinsichten auffallend.

Pistilloide Staubgefässe sind auch bei zwei verwandten Arten, *Primula elatior* und *P. acaulis*, beobachtet worden. In bezug auf die erstgenannte Art teilt LUND (1883) einen Fall mit, wo die Blüten ausserordentlich verunstaltet waren; auch die Staub-

gefässe waren in carpellenähnliche Bildungen umgewandelt. MASTER (1875, S. 290) bildet einige eigentümliche Blüten von *Primula acaulis* ab (siehe unsere Fig. 8!), wo die Krone aus einer grossen Anzahl freier oder beinahe freier Petalen bestand. Anstatt Staubgefässe waren zahlreiche freie pistilloide Bildungen von wechselndem Aussehen vorhanden. Auch

MONTFORD (1931) hat ganz neulich ähnliche Bildungen beschrieben (siehe S. 121). Für dieselbe Pflanze beschreibt LANGE (1884, S. 151) eine Monstrosität »*polygyna*«, die unsrer *Primula* ziemlich ähnlich ist. Die Staubgefäße sind nämlich in fünf freie, unten etwas erweiterte Griffel umgebildet, die an der Spitze kugelförmige Narben tragen.

II. KREUZUNGEN UND VERERBUNG.

Da unsere *Primula*-Form keine normalen Staubgefäße hatte, konnte sie weder selbstbestäubt noch als Vaterpflanze zu Kreuzungen verwendet werden. Bei freiem Abblühen trat keine Fruchtbildung ein, was möglicherweise damit zusammenhängt, dass der Bau der Krone den Zutritt primelbesuchender Insekten erschwert hat. Es wäre vielleicht auch denkbar, dass das wesentlich herabgesetzte Expositionsvermögen der Blüten zu der ausgebliebenen Fruchtbildung beigetragen hat. Nach Bestäubung keimen auch die Pollenkörner auf den überzähligen Narben.

Im Jahre 1923 pollinierte ich meine eigentümliche Schlüsselblume sowohl legitim — d. h. mit Blütenstaub von einem brevistylen Individuum — als auch illegitim. Die Kapseln entwickelten sich normal, und ich habe seiner Zeit — dem Aussehen nach zu urteilen — ganz taugliche Samen geerntet. Keimpflanzen wurden aber nicht erhalten. Das schien allerdings ein Missgeschick zu sein, aber ich wusste aus früherer Erfahrung, dass *Primula*-Samen in bezug auf ihre Keimung recht launenhaft sein können und dass es manchmal sehr lange dauert, ehe sie keimen.

Die Bestäubung wurde daher wiederholt und zwar mit demselben guten Ergebnis. Am 2. Juli 1925 entdeckte ich, dass eine Raupe alle Kapseln der legitim pollinierten Blüten aufgefressen hatte. Die übrigen (longistyl \times longistyl) haben reife Samen geliefert. Zum folgenden Frühjahr war die eigentümliche *Primula*-Pflanze eingegangen, wahrscheinlich infolge Auffrierens. Eine neue Pollination vorzunehmen war also nicht mehr möglich.

Die Keimung der Samen liess vieles zu wünschen übrig, was wohl teilweise auf einer ungeeigneten Behandlung beruhte. Nur drei F_1 -Pflanzen kamen zur Blüte. Diese waren völlig normal und wie erwartet langgriffelig. [Wie ich früher gezeigt habe (DAHLGREN 1916) ist nämlich auch bei *Primula officinalis* der longistyle Typus homozygot und rezessiv. Leider steht ganz oben auf Seite 538 der erwähnten Arbeit »kurzgriffelig« statt langgriffelig. Aus dem Zusammenhang geht aber hervor, dass das bloss ein Schreibfehler ist.]

Die drei F_1 -Pflanzen sind selbstbestäubt worden, und zwei von ihnen lieferten eine geringe Nachkommenschaft. Sämtliche überlebenden Exemplare haben im Jahre 1930 geblüht. Leider war es nur eine geringe Anzahl. Viele von den jungen Freilandpflanzen starben während des Sommers 1928 als ich verreist war. Alle Exemplare waren natürlich langgriffelig. Die mit pistilloiden Staubgefässen mündelten in folgender Weise aus:

	Normal	Pistilloid
	27	8
	10	2
Zusammen	37	10
Nach 3 : 1 berechnet	$35,25 \pm 2,97$	$11,75 \pm 2,97$

Die Zahl der Individuen ist ja nicht besonders gross aber wohl doch hinreichend um zu zeigen, dass eine monohybride Spaltung vorliegt.

Wie schon erwähnt, wurden die jungen Kapseln, die nach legitimer Pollination entstanden waren, leider von einer Raupe aufgeessen. Das war tatsächlich sehr ärgerlich, denn es wäre von gewissem Interesse gewesen zu erfahren wie der pistilloide Typus im brevistylen Zustand aussehen würde. Bei normalen kurzgriffeligen Pflanzen befinden sich die Staubgefässe gerade in der Mündung des Tubus. Bei dem vorher erwähnten von RYTZ beschriebenen kurzgriffeligen Exemplar hatten die überzähligen Pistille an dem Kronenbecher selbst ihren Ursprung und waren daher nicht ganz frei wie bei meinen langgriffeligen Individuen. Bei aller Gleichartigkeit in der Ausbildung der schweizerischen und schwedischen pistilloiden Schlüsselblume, ist damit jedoch keineswegs gesagt, oder vielleicht nicht einmal wahrscheinlich, dass ihre eigenartige Ausbildung mit dem Auftreten desselben Gens zusammenhängt. Dass ein solcher Schluss ganz voreilig wäre, dafür gibt uns die Vererbungsforschung übergenug an Beispielen.

III. VERERBUNG DER PISTILLOIDIE BEI ANDEREN PFLANZEN.

Pistilloide Staubgefässe sind allerdings, wie bekannt, eine recht seltene Erscheinung; aber vielleicht ist sie gerade darum in der überreichen teratologischen Literatur verhältnismässig oft verzeichnet worden. In einigen Fällen scheint diese Missbildung nur eine durch verschiedene Ursachen hervorgerufene Modifikation zu sein, in anderen

dagegen ist sie offenbar erblich. Einige Forscher haben sie auch zum Gegenstand genetischer Experimente gemacht. Ihre Angaben sind in verschiedenen, teilweise schwer zugänglichen Schriften zerstreut, weshalb ich im Laufe der Jahre versucht habe die betreffende Literatur zu sammeln um sie hier zusammenstellen zu können.

Die genetisch bedingte Pistilloidie scheint teils durch Genenmutation verursacht zu werden, teils nach einer Bastardierung entstehen zu können, am ehesten vielleicht infolge mangelhaften Gleichgewichtes in der Chromosomengarnitur.

Gerade bei Abschluss dieser Arbeit ist eine Untersuchung über die Vererbung einer Missbildung bei einer anderen Schlüsselblume, *Primula acaulis*, von MARSDEN-JONES und TURILL erschienen (1931). Die umgebildeten Staubgefässe zeigten hier einen ganz anderen Typus als die unserer *Primula*-Form. Im allgemeinen kamen sie den von MASTERS (l. c.) vorher bei derselben Art beschriebenen Bildungen am nächsten (Fig. 8). Ihre Zahl variierte von 5 bis 10 und ihr Aussehen wechselte zwischen petalenähnlichen und mehr oder weniger carpellenähnlichen Organen, was in dem von MONTFORD (1931) beigegeführten morphologischen Bericht näher auseinandergesetzt wird. F_1 war normal und in der nächsten Generation haben insgesamt 121 normale und 33 abnorme Exemplare ausgemendelt.

Von *Papaver* sind seit langem polykarpe Sorten bekannt, bei denen eine grössere oder geringere Zahl der Staubgefässe in kleine Stempel umgewandelt sind. [Nebenbei möchte ich erwähnen, dass VUILLEMIN (1916, S. 164) gestützt auf ziemlich schwachen Gründen glaubhaft machen will, dass die Karpellomanie nicht immer notwendigerweise als eine Umwandlung der Staubgefässe anzusehen sei sondern auf einer hypertrophischen Ausdehnung des Gynäceums beruhen könnte, wodurch das Andröceum mehr oder weniger zurückgedrängt worden sei.] Die Vererbungsweise dieser Anomalie erscheint ziemlich unberechenbar. Die Behandlung der Pflanzen (gute oder schlechte Erde, reichliche oder sparsame Begiessung, dünne oder dichte Saat) ist nämlich von grosser Bedeutung für die Entstehung der Anomalie. Bei ungünstigen Einflüssen während der kritischen Periode, wo die Blütenteile angelegt werden, kann das phänotypische Auftreten der Abweichung ganz unterdrückt werden. DE VRIES (1903, S. 360—367) hat recht ausführlich über seine Versuche mit Polycephalie bei *Papaver somniferum* berichtet und summiert seine Ergebnisse in folgender Weise: »Unter den Bastarden der zweiten Generation lassen sich, bei Selbstbefruchtung, die drei Typen unterscheiden, welche auch bei den typischen Mendel-

Kreuzungen auftreten. Einige sind constant polycephal, andere constant ohne Nebencarpelle, noch andere spalten sich nach Art der zweiten Generation». [Der jüngst verstorbene KAJANUS (1919, S. 85) sagt ganz kurz: »Polykarpie wurde — abgesehen von den polykarpen Handelsorten *monstrosum* und *polycephalum* — hauptsächlich bei den Nachkommen von P. 165 beobachtet und zeigte eine deutliche Vererbung.]

CORRENS (1926, S. 12) erwähnt bei *Ipomaea imperialis* eine forma »*stigmanthera*«, die eine völlig konstante mendelnde Sippe ist. »Hier trägt jede Anthere an der Spitze einen Narbenkopf, der bald grösser, bald kleiner, aber immer deutlichst ausgebildet ist. Die Anthere selbst ist dabei bei manchen Individuen etwas reduziert und springt nicht auf, bei anderen dagegen enthält sie noch reichlich tauglichen Pollen und öffnet sich normal.»

Unter zahlreichen F_2 -Abkömmlingen nach der Kreuzung *Nicotiana Langsdorffii* \times *alata* fand WHITE (1914, S. 26) ein einziges Exemplar, dessen Staubgefäße mit Narben versehen waren. Nach Kreuzung desselben mit *Nicotiana alata* zeigte F_2 eine monohybride Spaltung. Auch PRISCILLA AVERY (1929, S. 271) hat bei *Nicotiana alata* Individuen beobachtet, deren Antheren Narben trugen oder deren Stamina mehr oder weniger vollständig in Pistille umgewandelt waren. Es lag einfache Mendelspaltung vor. Später hat GOODSPEED (1930, S. 289) die Vererbungsweise eines ähnlichen Typus bei *Nicotiana tabacum* studiert. Unter den » X_2 «-Nachkommen eines mit Röntgenstrahlen behandelten Exemplares trat ein Individuum auf, dessen Staubgefäße kleine normal geformte Griffel und Narben trugen. Besonders gegen Ende der Blütezeit führten die Stamina eine ansehnliche Menge tauglichen Pollens und waren weniger deformiert als die in den früher ausgeschlagenen Blüten. Die Bildungsabweichung beruht auf einem rezessiven Gen.

WEATHERWAX (1925, S. 167) hat Maistypen beschrieben, bei denen alles darauf hindeutet, dass Staminalanlagen in den weiblichen Blüten in unvollständig entwickelte überzählige Pistille umgewandelt gewesen sind. (Samenanlagen fehlen, WEATHERWAX 1924, S. 227.) Die Anomalie trat in zwei durch Inzucht fortgepflanzten Maissorten auf und zeigte sich »inherited as a recessive plant character«.

Neulich hat CALDER (1930) — ich kenne seine Abhandlung nur durch ein Referat in Biological Abstracts — erbliche Carpelloidie bei Weizen erwähnt. Die Anomalie erwies sich nach Selbstbefruchtung als konstant. Nach Kreuzbefruchtung dominierte der Normaltypus. In F_2 und den folgenden Generationen ist jedoch keine Ausspaltung der rezessiven Form gefunden worden. — [LIGHTY und SANDO (1924) fanden

in einer Weizensorte aus Argentinien mehrere Pflanzen, bei denen ein oder zwei oder alle drei Stamina ganz oder teilweise in Carpellien umgewandelt waren. Im folgenden Jahr zeigte jedoch keine einzige der 18 Pflanzen, die nach Selbstpollination der ursprünglichen Pflanzen aufgezogen waren, irgend welche Pistilloidie. Die beiden genannten Forscher haben daraus den Schluss gezogen, dass die Abnormität nicht erblich sei, sondern durch irgend einen unbekannten äusseren Faktor verursacht wird, der das eine Jahr wirksam gewesen sei aber nicht das andere.]

CORRENS (1928, S. 116) hat eine Sippe von *Silene Armeria* erwähnt, die er »*polycarpellata*« genannt hat. Hier waren nicht nur die Staubblätter sondern auch die Blumenblätter in Fruchtblätter umgewandelt. Aus den Kelchen ragte also nur eine Sammlung von Griffeln hervor. (Bei *Silene Otites*, *S. dichotoma* und *S. mellifera* hat er ähnliches beobachtet.) Die eigenartige Form ist rezessiv und spaltet in F_2 einfaktoriell.

Seit langem kennt man eine eigentümliche Form von *Cheiranthus Cheiri*, von DE CANDOLLE mit dem Namen *gynanthus* belegt. Bei dieser pflegen die Petalen kelchblattartig umgewandelt zu sein. An Stelle der sechs Stamina ist ein mehr oder weniger rundliches Zylinder vorhanden, aus sechs überzähligen Carpellien gebildet, deren Ränder ringsum das Pistill verwachsen sind. Abweichungen von dieser »idealen« Form kommen auch vor. Näheres hierüber siehe bei SIRKS (1924, S. 452) und NELSON (1929)! CHITTENDEN (1914, S. 268) hat als erster über das Verhalten der Anomalie bei Kreuzungen berichtet. Gegenüber der Normalform verhält sie sich rezessiv. Die in F_2 gefundenen Zahlen waren 101 : 42. Unabhängig von diesem Verfasser fand SIRKS (1924, S. 546) auch eine Ausspaltung der gynantheren Form in F_2 . Seine Zahlen waren von dem erwarteten Verhältnis 3 : 1 stark abweichend. Dies dürfte jedoch mit der viel grösseren Empfindlichkeit dieser Form gegen die sehr ungünstigen Witterungsverhältnisse, die während der Versuchsperiode herrschten, zusammenhängen. Schliesslich mag erwähnt werden, dass NELSON (1929, S. 121), gleichfalls ohne Kenntnis seiner Vorgänger, mit derselben interessanten Form gearbeitet und in F_2 das Spaltungsverhältnis 266 : 85 erhalten hat.

BAUR (1924, S. 36 u. 102) hat eine mendelnde Abweichung bei *Antirrhinum majus*, den sog. *globifera*-Typus beschrieben. Die Blumenblätter sind auch hier wie bei Goldlack in kelchartige Schuppen umgewandelt, und die Staubblätter beteiligen sich an der Bildung des Gynäceums (PAULA HERTWIG 1926). Sie sind nämlich um den zentralen Fruchtknoten herum zu einer Röhre verwachsen, ihr oberer Teil ist

zum Narbengewebe umgebildet und in ihren Basalteilen sind Samenanlagen entwickelt. Bisweilen unterbleibt das Verwachsen und wir bekommen Blüten mit sechs statt einem Griffel. Interessant ist dieser *gligli*-Typus dadurch, dass er leicht zum Normaltypus vegetativ zurückmutiert, wobei nicht, wie man erwarten könnte, *Gligli*- sondern *mirabile dictu GliGli*-Zellen, -Zellgruppen, -Sektoren oder ganze Sprosse entstehen. PAULA HERTWIG (1926, S. 42) hat auch Kreuzungen mit diesem interessanten Typus ausgeführt.

Hinsichtlich der sehr verwickelten Verhältnisse bei einer Blütenvergrünung von *Torenia Fournieri*, wo »eine Gynogenie von Staubblättern mehrmals zur Beobachtung kam« begnüge ich mich auf die Arbeit von SIMON (1924, S. 187) zu verweisen.

* *

*

Wie erwähnt entstehen zuweilen nach Bastardierung Individuen mit Pistilloidie.

HERIBERT NILSSON (1918, S. 131) hat nachgewiesen, dass die *metamorphosans*-Typen (mit Übergangsbildungen zwischen Staubgefäßen und Karpellen), die unter den Nachkommen von *Salix (repens × viminalis) × aurita* entstanden, genotypisch bedingt waren. RAINIO (1926, S. 92) hat in einer Menge von *Salix*-Bastarden intersexuelle Formen beobachtet.

Unter einigen durch Samensaat aufgezogenen Pflanzen von *Prunus umbellata* beobachtete SMITH (1927) etwa zwanzig Individuen, deren Asttypus und Blattform vom normalen abwichen. Es stellte sich beim Blühen heraus, dass ihre Petalen klein waren und an Stelle der Staubblätter waren 10—20 überzählige Pistille vorhanden, die ihren Ursprung an den Stellen hatten wo normal die Stamina stehen. An fünf Exemplaren wurden mehrere Blüten mit der Mutterart und anderen Spezies polliniert, aber trotzdem die Fruchtknoten anschwellen fielen die Blüten ab. Wahrscheinlich ist Befruchtung ganz ausgeblieben. Die abweichenden Bäume waren, meint der Verfasser, nach allem zu urteilen Bastarde mit *Prunus mume*, der japanischen Aprikose, die in mehreren Exemplaren neben der Mutterart wuchs und zu derselben Zeit blühte.

[Bei einer anderen *Prunus*-Sorte, wahrscheinlich der Kombination *P. triflora × (P. triflora × Simonii)*, hat TYKEY (1922, S. 28) gefunden, dass 50 % der Blüten pistilloide Staubgefäße hatten und ausserdem Petalen, die in staubblattähnliche Bildungen transformiert waren. Der

Fruchtansatz ist normal. Er kann jedoch noch nicht sagen ob dies etwas für die betreffende Pflaumensorte charakteristisches oder »the result of a frost« (!) während des Blühens ist.]

MARTZ (1928, S. 643) erwähnt einen Bastard *Digitalis purpurea* × *lutea*, bei dem ein Teil der Stamina, die im übrigen normal waren, unregelmässig verteilte anatrophe Samenanlagen an den Fäden trugen.

BREMER (1928) hat eine Zuckerrohrsorte *Glayah-Tabongo*, die ja normal vegetativ propagiert wird, selbstbefruchtet. Nebst vielen normalen Pflanzen entstanden auch Riesenexemplare mit dickerem Stamm, längeren Internodien und breiteren Blättern als beim Normaltypus. Sie trugen abnorme karpelloide Staubgefässe mit einer federförmigen Narbe an der Spitze. Tauglicher Pollen entwickelte sich auch. Diese Riesenpflanzen — sowie übrigens drei der untersuchten Normalpflanzen — hatten Chromosomenzahlen, die von den für die Mutterpflanze bezeichnenden ($n=40$) abwichen. (Sämtliche Zuckerrohrsorten sind Bastarde.) Nach einer wiederholten Selbstpollination erschienen nur wenige Riesenpflanzen aber viele normale. Die untersuchten Normalpflanzen hatten sämtlich 40 haploide Chromosome. Offenbar ist ein Zusammenhang zwischen den abnormen Chromosomengarnituren einerseits und dem Riesenwuchs nebst Pistilloidie andererseits vorhanden. Die karpelloide Ausbildung der Staubgefässe beruht wahrscheinlich auf irgend einer unbalanzierten Wirkung der Extra-Chromosomen. Es ist hier nicht nötig an die Wirkungen von »unbalanced genes« bei anderen Pflanzen zu erinnern.

IV. ZWEI ANDERE BLÜTENANOMALIEN BEI PRIMULA OFFICINALIS.

Ohne eine ausführliche Beschreibung geben zu wollen reproduziere ich hier einige Lichtbilder zweier Monstrositäten bei *Primula officinalis*, die in den hiesigen botanischen Garten verpflanzt worden sind. Fig. 9 zeigt ein Exemplar aus Vickleby, Öland, im Jahre 1927 vom Herrn G. A. SJÖDAHL ausgegraben und von Cand. phil. H. HYLANDER eingeliefert. Die Deckblätter der Blüten sind gross und erinnern an die Rosettenblätter. Kelch und Krone sind mehr oder weniger aufgeschlitzt, mit einander verwachsen und unregelmässig geformt (Fig. 10). Auch das Pistill ist zuweilen gespalten und hat infolgedessen sichtbare Samenanlagen.

Fig. 11 zeigt ein paar Exemplare einer anderen Schlüsselblume aus Bergsbrunna, unweit Uppsala, im Jahre 1928 von Cand. Phil. TH. ARWIDSSON entdeckt. Die Blüten sind beinahe oder ganz ungestielt und

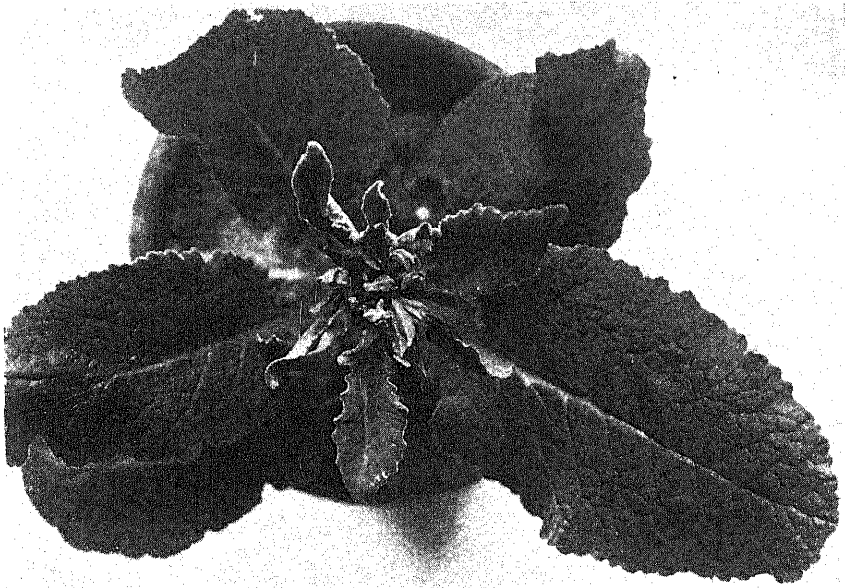


Fig. 9. Ein Exemplar von *Primula officinalis*, das aus Vickieby, Öland, stammt. Die Deckblätter der Blüten sind gross, den gewöhnlichen Blättern ähnlich.

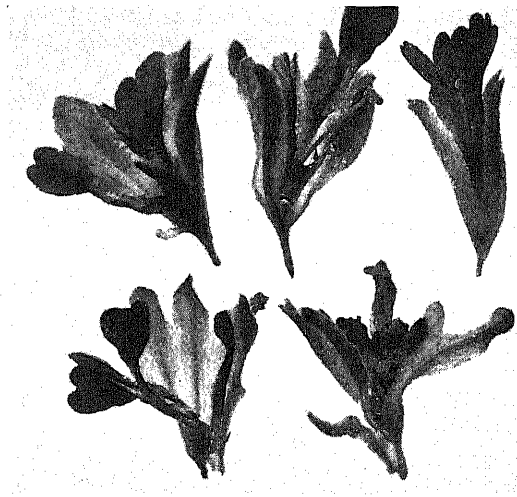


Fig. 10. Verschiedene Ausbildungsformen der Blüten der in Fig. 9 abgebildeten *Primula officinalis*.

sitzen dicht zusammengedrängt. Das Perianth besteht aus gleichartigen, freien, schmalen und grüngelben Blättern (Fig. 11). Staubgefässe



Fig. 11. Monströse *Primula officinalis* aus Bergsbrunna, unweit Uppsala. Perianth aus ziemlich gleichförmigen, freien, schmalen und gelbgrünen Blättchen bestehend. Antheren fehlen und das Gynöceum ist in verschiedener Weise aufgeschlitzt.

fehlen. Das Pistill ist unten gewöhnlich einheitlich aber im übrigen in verschiedener Weise aufgeschlitzt.

*

*

*

Während der letzten Zeit sind mehrere Anomalien und ihre Vererbungsweise innerhalb der Gattung *Primula* studiert worden. Ausser der vorher erwähnten Untersuchung von MARSDEN-JONES und TURILL (1931) sei auf die Arbeiten verwiesen, die von John Innes Horticultural Institution, Merton, London erschienen sind. Ferner seien die Abhandlungen von HEINRICHER (1930), ERNST (1931) und TSCHERMAK (1931) erwähnt.

Uppsala, Botanisches Institut, im Dezember 1931.

SUMMARY.

In the vicinity of Mariefred on the lake Mälaren, Sweden, a peculiar plant of a pineyed *Primula officinalis* (Fig. 1) was detected and transplanted into the botanical garden in Uppsala.

1. Its stamens were all transformed into carpellodic organs. It should be pointed out that these were always inserted at the bottom of the flowers and totally free from the petals (compare Fig. 5 and Fig. 6!).

The surnumerary pistils had often well developed globular stigmata with papillæ of the longistyled type, a filiform stylus and no ovarium (Fig. 6). Sometimes they had a fasciated form with the stigmata not so sharply delimited as ordinary. They were occasionally branched, especially in their lower parts (Fig. 7). The basal region was in some cases dilated and carried typical ovules with two integuments. Pollen tubes are found to grow on the surnumerary pistils.

The petals were not so bright yellow as normally (Fig. 2) and more or less contracted together in the opening of the calyx tube (Figs. 1, 3 and 4).

2. Artificial legitimate and illegitimate pollination gave plenty of seeds. The first hybrid generation was totally normal. Only a couple of F_2 -families could be raised depending on bad germination and other unfortunate circumstances. Ordinary and pistillodic individuals appeared in a 3 : 1 ratio.

3. A short and comprehensive survey of the scarce but widely distributed literature is given dealing with the genetics of pistillodic forms. Up to this time the following genera have been investigated: *Primula*, *Ipomaea*, *Nicotiana*, *Antirrhinum*, *Silene*, *Papaver*, *Cheiranthus*, *Zea*, and *Triticum*. The various types of carpelody in these plants are all depending on the operating of Mendelian factors.

At least in two cases — *Prunus* and *Saccharum* — it seems as if the anomalies were developed as a result of disturbed balance of the genes brought together by hybridization.

4. Finally very short notes are given treating two other monstrous forms of *Primula officinalis* (Figs. 9—11).

ZITIERTE LITERATUR.

1. AVERY, PRISCILLA. 1929. Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. IV. The nature and effects of chromosomal irregularities in *N. alata* var. *grandiflora*. — Univ. Calif. Publ. in Bot., 11.
2. BAUR, E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — Bibliotheca genetica, 4.
3. BREMER, G. 1928. Chromosomal mutations in *Saccharum*. — Rec. d. trav. bot. néerlandais, 25 A (volume jubel. HUGO DE VRIES).
4. CALDER, J. W. 1930. Carpelody in the wheat flower and its inheritance. — Trans. & Proc. New Zealand Inst., 61. (Ref. 22695 in Biolog. Abstracts, 5. 1931.)
5. CHITTENDEN, F. J. 1914. The rogue wallflower. — Journal of Botany, 52.

6. CORRENS, C. 1926. Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. — Deutsches Ges. f. Vererbungswiss. Fünfte Jahresversammlung in Hamburg 1925. Auch in Zeitschrift f. indukt. Abstammungs- und Vererbungsl., 41.
7. — 1928. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen. — Handbuch der Vererbungswissenschaft, herausg. v. E. BAUR und M. HARTMANN, 2. Berlin.
8. DAHLGREN, K. V. O. 1916. Eine *acaulis*-Varietät von *Primula officinalis* JACQ. und ihre Erblchkeitsverhältnisse. — Sv. Bot. Tidskr., 10.
9. — 1931. En *Primula* med pistilloida ståndare och dess ärtflichkeit. (Vortragsreferat bei Sitzung 10. Nov. 1931 in der Bot. Sekt. d. Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala.) — Sv. Bot. Tidskr., 25. (Im Druck.)
10. ERNST, A. 1931. Weitere Studien über die Vererbung der Calycanthemie bei *Primula*. — Archiv Julius Klaus-Stiftung, 6.
11. GOODSPEED, T. H. 1930. Inheritance in *Nicotiana tabacum*. IX. Mutations following treatment with x-rays and radium. — Univ. Calif. Publ. in Bot., 11.
12. HEINRICHER, E. 1930. Untersuchungen über die Nachkommenschaft der *Primula Kewensis* und ihre Vielgestaltigkeit. — Denkschriften d. Akad. d. Wiss. in Wien. Mathem.-naturw. Kl., 102.
13. HERTWIG, PAULA. 1926. Ein neuer Fall von multiplem Allelomorphismus bei *Antirrhinum*. — Deutsche Ges. f. Vererbungswiss. Fünfte Jahresversammlung in Hamburg 1925. Auch in Zeitschrift f. indukt. Abstammungs- und Vererbungsl., 41.
14. KAJANUS, B. 1919. Genetische Studien über die Blüten von *Papaver somniferum*. L. — Arkiv för Bot., utg. av K. Svenska Vet.-akad., 15: 18.
15. LANGE, J. 1884. Bemærkninger over Variationsevnen hos Arter af *Primula*. — Botanisk Tidsskrift udgivet af den Bot. Forening i Kjøbenhavn.
16. LEIGHTY, C. E. and SANDO, W. J. 1924. Pistillody in wheat flowers. — Journ. of Heredity, 15.
17. LUND, S. 1883. Notiser fra Universitetets botaniske Have. 9. Teratologiske Notiser. — Meddelelser fra den Bot. Forening i Kjøbenhavn, 1.
18. MARSDEN-JONES, E. M. and TURILL, W. B. 1931. Flower mutations in the primrose. I. Origins and genetics. — The new Phytologist, 30.
19. MARTZ, M. 1928. Anomalies de l'androcée chez un hybride du genre *Digitalis*. — Compt. rend. hebdomad. d. séances de l'acad. d. sci., 186. Paris.
20. MASTERS, M. T. 1875. On some points in the morphology of the *Primulaceae*. — Transact. Linn. Soc. of London. Sec. ser., 1.
21. MONTFORD, H. M. 1931. Flower mutations in the primrose. II. Morphological and anatomical investigation. — The new Phytologist, 30.
22. NELSON, A. 1928 (1929). The inheritance of sex in an abnormal (carpellodie) wallflower. — Papers & Proc. of the Roy Soc. of Tasmania.
23. NILSSON, N. HERIBERT. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. — Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2, 14: 28.
24. PENZIG, O. 1922. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl., B. 3. — Berlin.
25. RAINIO, A. J. 1926. Über die Intersexualität bei der Gattung *Salix*. — Diss. Helsinki (Helsingfors).

26. RYTZ, W. 1922. Blütenanomalien. — Sitzungs-Ber. d. Bern. Bot. Ges. v. 17. Okt. 1921 in Mitteil. d. Naturf. Ges. Bern aus d. Jahre 1921. Bern.
 27. SIMON, S. V. 1924. Über eine spontan entstandene Blütenvergrünung von *Torenia* und das genetische Verhalten ihrer Nachkommenschaft. — Jahrb. f. wiss. Bot., 63.
 28. SIRKS, M. J. 1924. Die gynanthere Form des Goldlacks und ihre Vererbung. — Genetica, 6.
 29. SMITH, C. O. 1927. A pistillate *Prunus*. — Journ. of Heredity, 18.
 30. TSCHERMAK, E. 1932. Über einige Blütenanomalien bei Primeln und ihre Vererbungsweise. — Biologia generalis, 8.
 31. TUKEY, H. B. 1922. A case of pistillody and staminody in the plum. — Torrey, 22.
 32. DE VRIES, H. 1903. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich, II. — Leipzig.
 33. VUILLEMIN, P. 1916. Modifications de l'androecée et extensions du pistil dans le genre *Papaver*. — Bull. soc. bot. France, 63.
 34. WEATHERWAX, P. 1924. Notes on grasses. II. — Proc. of the forth. annual meeting Indiana Acad. of Sci., 34.
 35. — 1925. Anomalies in maize and its relatives. III. Carpellody in maize. — Bull. Torrey Bot. Club, 52.
 36. WHITE, O. E. 1914. Studies of teratological phenomena in their relation to evolution and the problems of heredity. 1. A study of certain floral abnormalities in *Nicotiana* and their bearing on theories of dominance. — American Journ. of Bot., 1.
-

APOMICTIC AND SEXUAL SEED FORMATION IN POA

BY ARNE MÜNTZING

SVALÖF, SWEDEN

IN the autumn of 1931 the present writer started cyto-genetic investigations on grass material cultivated at the Svalöf Plant Breeding Institute. In order to get a basis for experimental studies on polyploidy the somatic chromosome number of a series of biotypes, belonging chiefly to the genera *Phleum* and *Dactylis*, were determined. On the suggestion of Prof. NILSSON-EHLE and Dr. SYLVÉN these studies were extended so as to include also the genus *Poa*. As this genus proved to be rather interesting, and as the cytological results obtained demonstrate the occurrence of apomictic seed formation in *Poa alpina* L. and *Poa pratensis* L., a preliminary account of these investigations will be given. In October 1931 the plants studied were transplanted from the field and grown in pots in a green-house. From part of the material a seedling generation was raised in the following summer.

For the root tips various fixatives were tried. The best results were obtained with a modification of NAVASHIN's fixative, according to the following formula: I: Cr O₃ 1 gr.; acetic acid (concentrated), 10 cc.; water, 85 cc. II: Formalin (40 %), 30 cc.; alcohol (95 %), 10 cc.; water, 55 cc. At time of fixing equal parts of I and II.

For *Poa* this fixative was superior to ordinary NAVASHIN, FLEMING, LA COUR's fixative 2 BD and to the formalin-chromic acid mixtures used by LEWITSKY (1931). In the last-mentioned case, however, only equal parts of chromic acid and formalin were tried. Other proportions may give better results. Diluted NAVASHIN-solutions were also successfully used by AVDULOW (1931).

The sections were cut 14 μ thick and stained with gentian violet.

To Dr. N. SYLVÉN and Dr. G. NILSSON-LEISSNER I wish to express my sincere thanks for pleasant co-operation and to Mr. R. LAMM for valuable assistance with the cytological work.

I. POA ALPINA.

1. ORIGIN OF THE MATERIAL.

The material studied of this species was chiefly derived from two sources, North Sweden and Switzerland. Three biotypes were collected

TABLE 1. *Somatic chromosome*

Field number	Origin	Number of plants examined	Chromosome number of the mother plant
210	Pajala, North Sweden	7	unknown
32-56.....	Progeny from 210	10	33
213	Pajala, North Sweden	3	unknown
215	Korpilombolo, North Sweden	6	»
32-100	Mösseberg, Sweden	1	»
32-101-102.....	Öland, Sweden	2	»
8	Fürstenalp, Switzerland	9	»
32-52.....	Progeny from 8	6	25
32-53.....	»	13	24
32-55.....	»	8	31

by Dr. SYLVÉN and Dr. NILSSON-LEISSNER at Pajala and Korpilombolo in the province of Norrbotten, North Sweden. These biotypes were grown from seeds of single open-pollinated mother plants. Last summer a new seedling generation (after isolation) was raised from one of the biotypes. In addition to the biotypes from North Sweden the Scandinavian material is represented by single individuals transplanted from Mösseberg, in the province of Västergötland, South-western Sweden, and from the island of Öland off the south-eastern coast of Sweden.

One seed sample was obtained from the Botanical Garden of Fürstenalp, Switzerland. According to Dr. NILSSON-LEISSNER this seed sample is no doubt of native origin and harvested from plants collected in the neighbourhood of Fürstenalp. A seedling generation was also grown from this material last summer.

2. CHROMOSOME NUMBERS.

a) THE SWEDISH BIOTYPES.

One biotype from Pajala consisted of 9 plants, raised from the seed of a single open-pollinated mother plant. Seven of those plants were examined cytologically and were all found to have the somatic chromosome number 33 (Fig. 11). One of the plants was isolated and from the seed obtained a filial generation, consisting of 47 plants, was raised. From ten individuals of this generation root tips were fixed. In all these plants the chromosome number was again found to be 33. Thus, this biotype is characterized by the constant somatic chromosome number 33. Three plants of another biotype from Pajala were in-

numbers in *Poa alpina*.

Chromosome number in the progenies: 22—23—24—25—26—27—28—29—30—31—32—33—34—35—36—37—38																	Average chromosome number of the progeny
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	33
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	33
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	38
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	38
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	33
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	35
2	—	1	2	1	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	26,1
2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22,8
3	4	3	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23,8
—	—	—	—	—	1	2	1	—	2	2	—	—	—	—	—	—	29,8

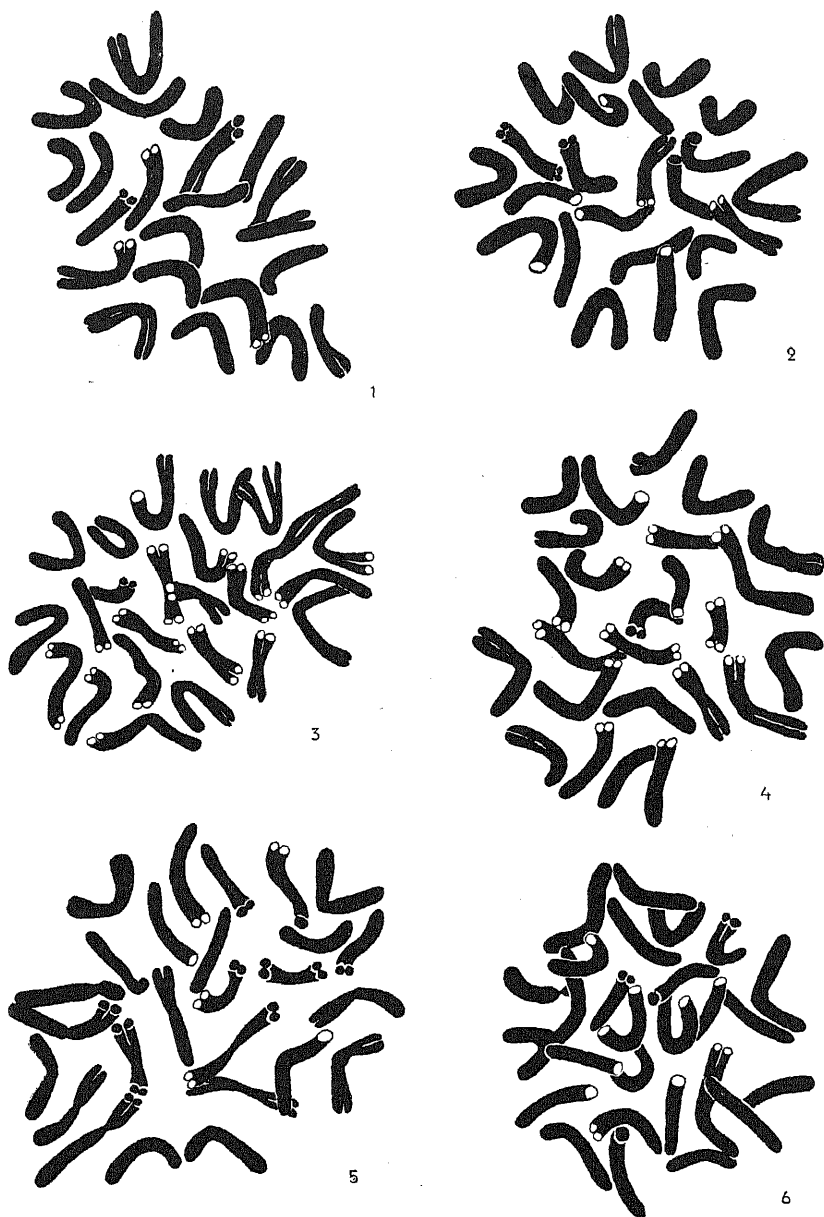
vestigated and all were found to have the somatic number 38. The third biotype from North Sweden, collected at Korpilombolo, was also found to have the chromosome number 38 (Fig. 12). All the six sister plants examined gave the same result.

Of the South Swedish biotypes one single plant from Mösseberg had the same number as one of the Pajala biotypes, viz. 33 (Fig. 13). Two plants (possibly the same individual) from the island of Öland had $2n = 35$ (Fig. 14). With respect to the latter two biotypes further breeding and cytological examination may decide as to whether the chromosome number is constant or not.

b) THE SWISS BIOTYPES.

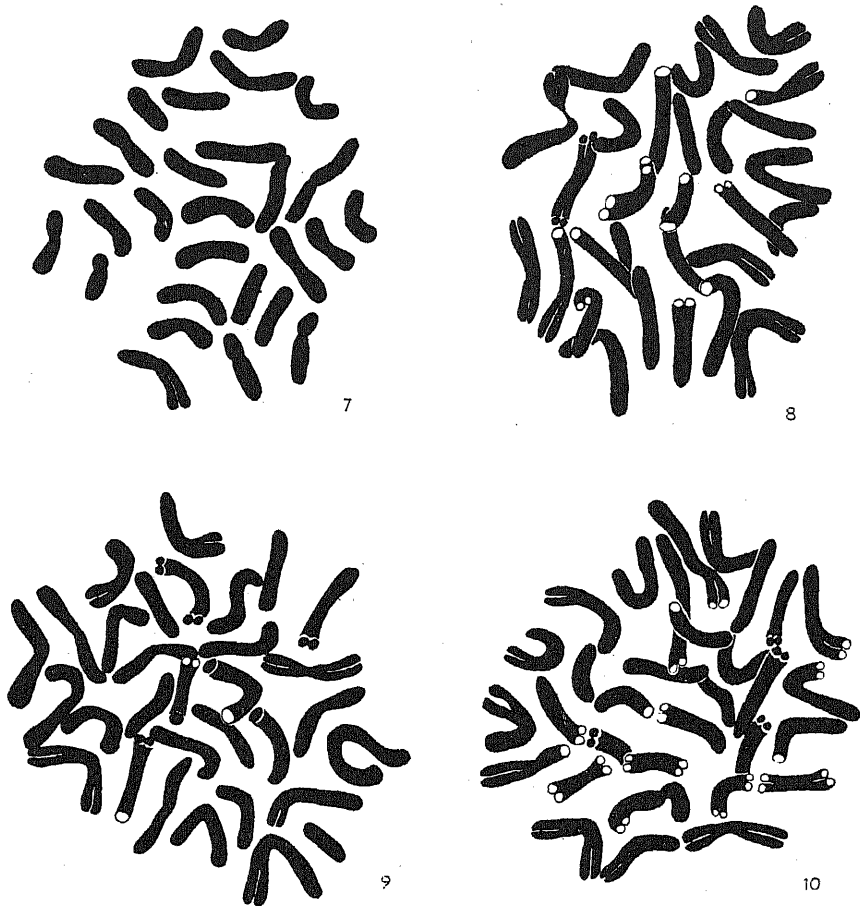
From the seed sample mentioned above 9 plants were raised and grown in the experimental fields of the Forage Crop Department at Svalöf. The chromosome numbers of the plants were determined and found to be most variable. The following numbers were established (Table 1): 22 (2 plants), 24 (1 plant), 25 (2 plants), 26, 28, 31 and 32 (each 1 plant). Thus, in sharp contrast to the North Swedish biotypes the Swiss specimens had very variable chromosome numbers. As it was not known whether the seed sample obtained was derived from a single mother plant, it was necessary to decide if the Swiss material consists of a mixture of different constant biotypes, or if it is characterized by fluctuating chromosome numbers. For this purpose three progenies from isolated mother plants were raised. The chromosome numbers of the mother plants were 24, 25 and 31 respectively. In all, the three progenies consisted of 91 individuals. At the time of writing the

somatic chromosome numbers of 27 of these daughter plants have been determined with the following result (Table 1 and Figs. 1—10).



Figs. 1—6. Somatic chromosomes from sexual *Poa alpina*. Fig. 1, $2n = 22$; fig. 2, $2n = 23$; fig. 3, $2n = 24$; fig. 4, $2n = 25$; fig. 5, $2n = 26$; fig. 6, $2n = 27$. $\times 4380$.

Evidently all these progenies have varying chromosome numbers, just as the preceding generation. In the first family, 32—52, one plant had the same number as the mother plant ($2n=25$), the other five plants had $2n=23$ or 22. In the second family three plants had

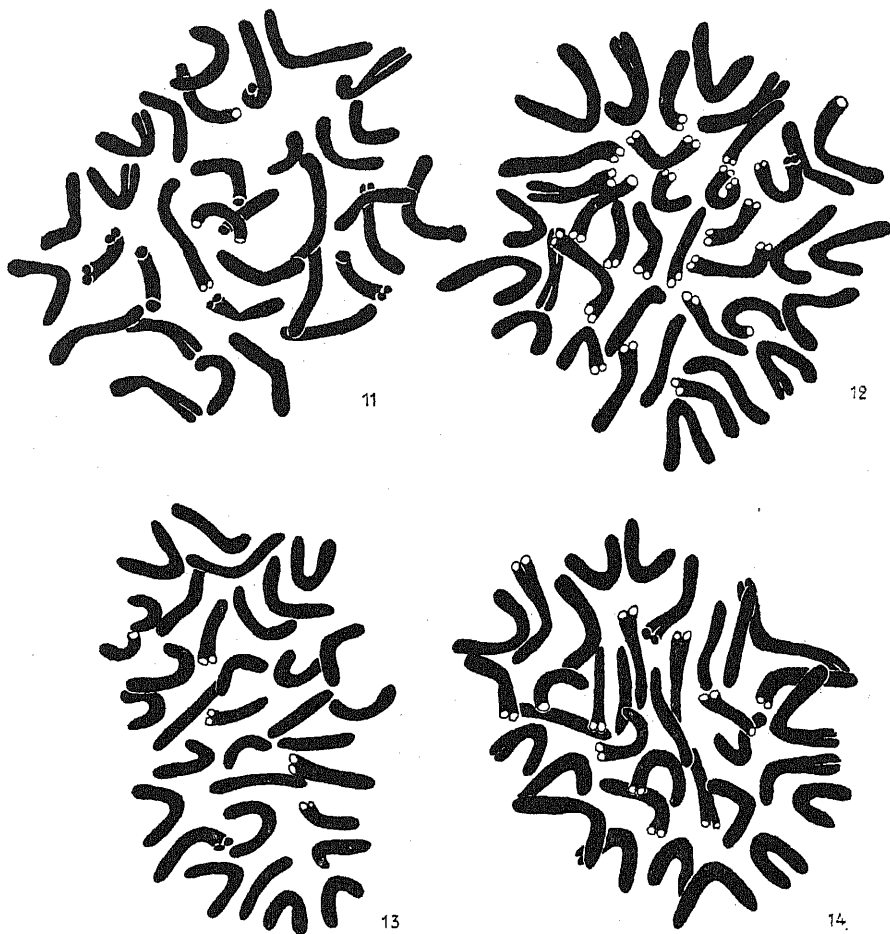


Figs. 7—10. Sexual *Poa alpina* (continued). Fig. 7, $2n=28$; fig. 8, $2n=29$; fig. 9, $2n=31$, fig. 10, $2n=32$. $\times 4380$.

$2n=24$, like the mother plant, seven plants had a lower number (23 or 22), and three plants had a higher number (26, 26 and 28). In the third family the same thing was repeated. Two plants had $2n=31$, like the mother, 4 plants had lower numbers (26, 27, 28), and two plants had a higher number (32).

The average chromosome number of the progenies (Table 1) seems

to be about the same as that of the mother plant or a little lower. The progeny of the mother plant with $2n=31$ has, on an average, a decidedly higher chromosome number than the other two progenies of mother plants with lower numbers.



Figs. 11—12. Somatic plates of two apomictic *alpina* biotypes from Northern Scandinavia. Fig. 11, $2n=33$; fig. 12, $2n=38$. — Fig. 13. Chromosomes of an *alpina* biotype from Middle Sweden (Mösseberg), $2n=33$. — Fig. 14. Chromosomes of an *alpina* biotype from the island of Öland, $2n=35$. $\times 4380$.

3. MORPHOLOGY OF THE DIFFERENT BIOTYPES.

In agreement with their constant chromosome numbers the North Scandinavian biotypes are also morphologically uniform. This is very striking as regards the primary progenies as well as the seedling gene-

ration raised from one of the Pajala biotypes (No. 210). The three biotypes from Pajala and Korpilombolo were studied in the experimental fields of the Forage Crop Department. Though each biotype was only represented by about ten plants it was evident that the uniformity within each biotype was almost absolute. On the other hand the biotypes compared *inter se* showed very characteristic differences in mode of growth, size of the spikelets, direction of the panicle branches, colour of the spikelets, etc. The seedling generation mentioned above consisted of 47 plants, which are at present about two months old. These plants give the impression of being genotypically identical, as there is scarcely any morphological variation. In contradistinction to the North Swedish biotypes but in agreement with their chromosome numbers, the Swiss *alpina* plants were morphologically rather variable. Among the original 9 plants variation was evident as regards height, vigour, size of the spikelets, type of the panicle, etc. One plant was sterile in the sense that it did not shoot. This was evidently due to genotypical causes as likewise part of the same plant grown in a pot in the green-house did not shoot, in contrast to the other plants treated in the same way and grown under the same conditions. — A general difference between the North Swedish and Swiss biotypes is the presence of anthocyanin colour in the former, whereas the spikelets in the latter are all yellowish green.

The three seedling families from Swiss mother plants also showed a high degree of morphological variation. This was apparent soon after germination and has become more and more conspicuous as the plants have grown older. In the first line differences in vigour are striking. Some plants are well developed, others have evidently a sub-lethal constitution and will probably die before long. Variation in leaf-dimensions and leaf-colour are now also evident. When the plants are full-grown they will no doubt also vary in floral characters. In order to get a numerical expression for the difference in variability between the three Swiss seedling families and the North Swedish family, the length and breadth of the longest leaf of each plant were measured.

As will be seen from Table 2 the variation in leaf length is much greater in the first three families than in the fourth. The coefficient of variation in the Swedish family, where the chromosome number is constant, is less than half the value characteristic of the Swiss families, where the chromosome number is variable. In regard to leaf

TABLE 2. *Leaf length in sexual*

Field number	Leaf length in mm.																
	20-30	40-50	60-70	80-90	100-110	120-130	140-150	160-170	180								
sexual {	32-52.....	—	—	—	2	1	1	—	1	2	2	1	2	3	1	1	
	—53.....	1	—	1	2	2	5	7	6	5	6	6	2	1	1	—	1
	—55.....	1	1	—	—	3	2	1	2	3	7	4	3	—	1	—	—
apomictic {	—56.....	—	—	—	—	—	—	2	2	14	14	10	—	4	1	—	—

breadth there is also the same correlation between the cytological and the morphological variation.

4. POLLEN FERTILITY.

As a measure of the quality of the pollen the percentage of morphologically good pollen grains was calculated. The pollen samples were mounted in a mixture consisting of equal parts of glycerin and BELLING's aceto-carmine. From each plant at least 200 pollen grains were classified in good and shrivelled grains.

In family No. 8, from Switzerland, pollen was available from eight plants, all of which proved to be partially sterile. The percentage of good pollen ranged from 69 to 89, and was, on an average, 80 per cent.

The biotypes from North Sweden had still better pollen. In family No. 210 ($2n=33$) 7 plants were examined. The percentage of good pollen ranged from 80 to 93 and was, on an average, 89 per cent. Finally, family No. 215 ($2n=38$) was characterized by complete pollen fertility, at least morphologically. Six plants were examined. The percentage varied from 94 to 98 and the mean value was 97 per cent.

In some of the *alpina* plants examined the size of the good grains was most variable and in some cases real giant grains were observed. The degree of homogeneity was estimated, using a scale from 1 to 5, where 1 indicates extreme heterogeneity, 5 complete homogeneity in size.

On comparing the same three families a correlation was found between pollen quality and homogeneity. In the Swiss progeny the pollen size was rather variable. The figure of homogeneity ranged from 1 to 3 and was on an average 2.1. The corresponding figures for the North Swedish biotypes were the following: in family No. 210 ($2n=33$) the figure ranged from 2 to 4, the mean value being 3.0; in family No. 215, ($2n=38$), which had the best pollen quality, the size of the pollen grains was very uniform, all 6 plants having the homogeneity value 4.

and apomictic progenies of *Poa alpina*.

n	M \pm m	σ	v
17	123, ₈₃ \pm 8, ₄₉ mm.	34, ₉₈	28, ₃
46	99, ₁₃ \pm 4, ₃₀ »	29, ₁₉	29, ₅
28	102, ₁₄ \pm 5, ₈₅ »	30, ₉₄	30, ₃
47	115, ₄₃ \pm 2, ₁₇ »	14, ₉₀	12, ₉

In order to check the homogeneity estimations pollen grains were measured from four different plants, which had been given different homogeneity figures. The result is given in Table 3.

In the plant 32—50 ($2n = 22$) the variation in size was enormous, the diameter of the apparently good grains ranging from 19 to 57 μ . That is, the volume of the biggest grains was about 27 times as large as that of the smallest ones. The other plants show less variation and proportion between the values of the standard deviation, σ , and the homogeneity figure given.

Studies of meiosis in the pollen mother cells, which are now in progress, may elucidate the causes of the variation in size of the pollen and the nature of the giant grains. At present only a few slides have been examined, but from them it is clear that at least a number of the *alpina* plants, probably all, have irregular meiosis. This might indeed be expected from the uneven and aneuploid chromosome numbers. One slide from a plant belonging to the North Swedish family 210 ($2n = 33$) showed heterotype metaphases. In these the occurrence of both univalents and multivalents was evident. Hence, the chromosome distribution must be irregular and the gametes, at least the male gametes, must get different numbers of chromosomes.

In another slide from a Swiss *alpina* plant, having $2n = 26$, heterotype metaphases were again observed. The occurrence of univalents was sure, probably multivalents were also present. Homotype anaphases from the same plant showed lagging chromosomes, suggesting division of univalents at the heterotype division. Meiosis in these plants will be further studied.

Hitherto fertility conditions on the female side have not been studied in detail. However, the North Swedish constant biotypes evidently set seed abundantly. The Swiss *alpina* plants are less fertile, but several of them, irrespective of the chromosome number, have set seed in isolation bags.

TABLE 3. *Size of the*

Field number	Diameter of the good pollen grains in μ																
	19—21—23—25—27—29—31—33—35—37—39—41—43—45—47—49—51—53—55—57																
32—50	8 22 45 44 70 107 78 36 22 16 15 16 12 4 2 1 1 2 2																
32—52	8 42 78 72 95 124 106 49 12 — — — — — — — — — —																
32—54	— 1 14 35 102 167 94 49 10 1 — — — — — — — — — —																
32—65	— — 2 2 24 119 144 116 30 1 — — — — — — — — — —																

5. CONCLUSIONS.

In cytological and morphological respects the *Poa alpina* biotypes investigated belong to two entirely different categories. On the one hand the material from Switzerland, characterized by variable chromosome number and variable morphology, on the other hand the North Swedish biotypes, which are cytologically and morphologically constant. In both groups meiosis is evidently irregular, resulting in the formation of gametes with different chromosome numbers. In the Swiss material part or all of these gametes are functional and give rise to offspring with variable chromosome numbers. In the North Swedish biotypes the constancy must be caused either by *absolute heterogamy* or *apomictic seed formation*. The first possibility is extremely improbable from the following reasons. If, for instance, the constant aneuploid chromosome number 33 is to be upheld, only pollen grains with a certain special chromosome number should be functional, in contrast to all other pollen grains. The same thing applies to the female gametes where moreover another chromosome combination than in the pollen must be exclusively functional. Further, one or both of those chromosome combinations which are alone viable would represent aneuploid numbers (as 7 is the basic number in *Poa*, cf. below p. 147). In the Swiss *alpina* plants, however, gametes with rather different chromosome constitution are viable. In view of these facts it is not possible to assume that only certain definite gametes are viable in the North Swedish biotypes. If that were the case a high proportion of the pollen ought to be bad, but the North Swedish biotypes are characterized by an excellent quality of pollen. At least the pollen is better than in the Swiss material.

It is also highly improbable that zygotic elimination would preserve such a constant, uneven and aneuploid number as 33. This would cause a severe decrease in seed production. The North Swedish types,

pollen grains in *Poa alpina*.

n	M \pm m	σ	v	Degree of homogeneity	Somatic chromosome number
503	30,94 \pm 0,27 μ	6,04	19,5	1	22
586	28,50 \pm 0,15 »	3,73	13,1	2	25
473	30,04 \pm 0,12 »	2,57	8,6	3	28
438	32,00 \pm 0,10 »	2,16	6,8	4	38

however, produce seed in abundant quantities. Therefore, beyond reasonable doubt a new case of apomictic seed formation among plants has been met with in the North Swedish biotypes of *Poa alpina*. The Swiss *alpina* plants, on the contrary, are normally sexual.

II. POA PRATENSIS.

The chromosome conditions in 8 different biotypes of *Poa pratensis* have been studied (Table 4). Of this material, which was brought together by Dr. SYLVÉN and Dr. NILSSON-LEISSNER, 4 biotypes were collected in the neighbourhood of Svalöf, two are from North Sweden (N. Bredåkra on the River Lule), one is from Iceland, and one biotype is of unknown origin (selected from commercial seed). Two of these biotypes are represented in the form of progenies of single open-pollinated mother plants (biotypes Nos. 1 and 5). Two other biotypes (Nos. 4 and 8) are progenies of isolated mother plants (according to information kindly supplied by Dr. NILSSON-LEISSNER). These progenies are morphologically quite uniform and give the impression of being either homozygous pure lines or clones. The constancy in progenies of *Poa pratensis* is a well-known fact among plant breeders. On the other hand, *Poa pratensis* is extremely variable and includes an unlimited number of morphologically different biotypes.

The determination of the chromosome numbers was much more difficult than in *Poa alpina*. This was chiefly due to the fact that the chromosome numbers in this species (Table 4, Figs. 15—21) are much higher than in *Poa alpina*. However, considering the methods of chromosome counting employed, the results are fairly reliable. In counting a drawing was always first made by means of a camera lucida. Before counting the chromosomes of the drawing all details and doubtful points were first carefully scrutinized. In most cases several plates of the same plant were drawn and counted. If identical results were

obtained from several plates the number is probably correct. Sometimes the same plate was counted independently by Mr. LAMM and myself. Identical results in such cases strengthen very much the reliability of the countings.

TABLE 4. *Chromosome numbers, morphological constancy and pollen fertility in Poa pratensis.*

Biotype No.	Field number	Origin	Somatic chromosome number	Morphological constancy	Number of plants	Per cent of good pollen
1	124	Surroundings of Svalöf	± 68	Constant	20	93
2	149	»	± 64	Not investigated		96
3	150	»	± 85	»		96
4	229/1	»	± 75	Constant	50	99
5	126/10	North Sweden (N. Bredåkra)	± 75	»	10	90
6	127/6	»	81—82	Not investigated		97
7	178/3	Seed sample from Iceland	80—81	»		—
8	245	Unknown	49	Constant	17	84—92

Of the eight biotypes investigated seven had aneuploid numbers, ranging from ± 64 to ± 85 . One biotype had $2n=49$ and should consequently be regarded as heptaploid, seven being the basic number in *Poa* (cf. below, p. 147). As indicated by the plus and minus signs all the values given in the table are not absolutely certain. However, the possible deviations can scarcely be greater than \pm one chromosome. In biotype No. 5 only one good plate was obtained, all the other values are based on countings of from two to six plates. The separate countings gave the following results: —

In biotype No. 1 three plates gave the values ± 66 , ± 68 , ± 68 .

» » » 2 two » » » ± 64 , ± 64 .

» » » 3 » » » ± 85 , ± 85 .

» » » 4 three » » » 75—76, ± 75 , ± 74 .

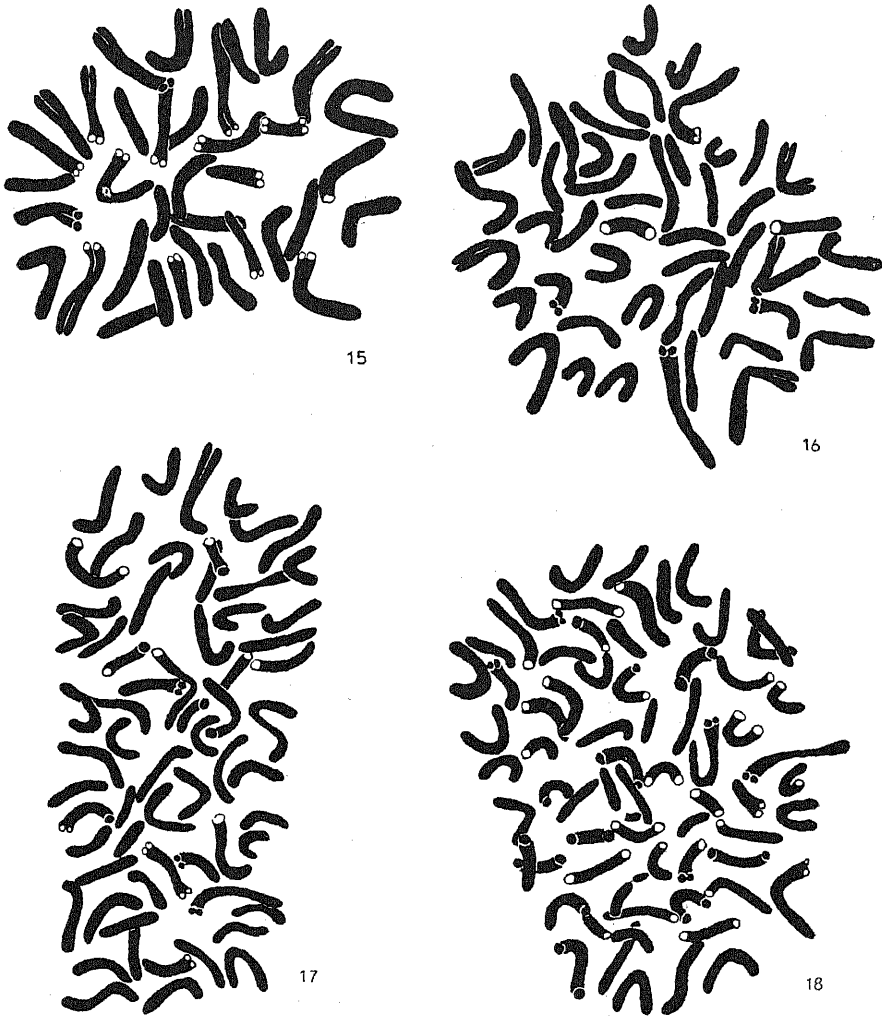
» » » 6 two » » » ± 81 , ± 82 .

» » » 7 six » » » ± 80 , ± 81 , 80—81, ± 80 , ± 80 , 80—81.

The conformity between the different countings is good.

In biotype No. 8 the number 49 is absolutely certain. In contradistinction to the other biotypes, where only one individual was examined, the chromosome number was in this case determined in ten different individuals. All these plants gave the same result, viz.

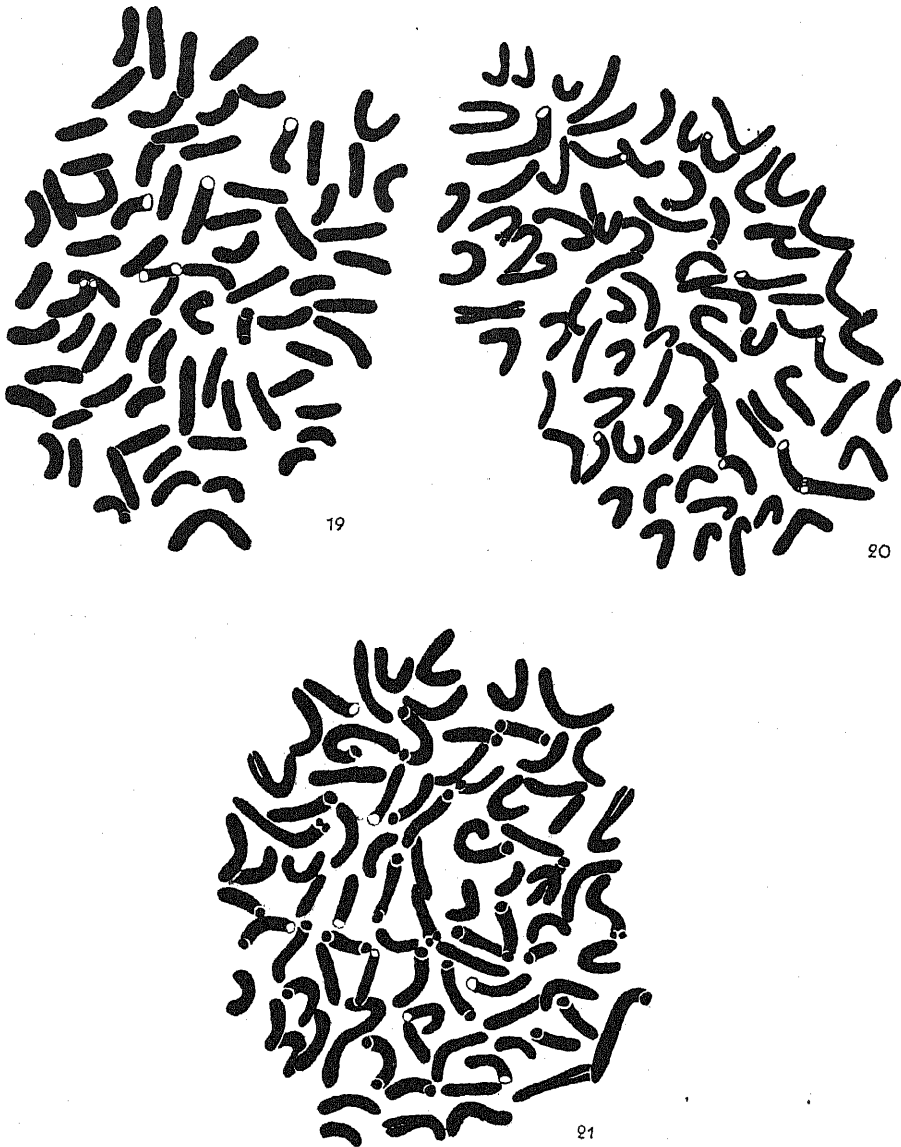
$2n = 49$. Hence, it may be concluded that this biotype, which is morphologically constant, is also uniform with regard to chromosome number. As this number is an odd multiple of seven it may further



Figs. 15—18. Somatic plates of different biotypes of *Poa pratensis*. Fig. 15, $2n = 36$; fig. 16, $2n = 49$; fig. 17, $2n = \pm 64$; fig. 18, $2n = \pm 68$. $\times 4380$.

be concluded that, as in the case of *Poa alpina*, this constancy can only be upheld by absolute heterogamy or by apomictic seed formation. Preliminary studies on meiosis in this biotype show that irregularities occur, which must lead to gametes with variable chromosome numbers.

Univalents, probably also multivalents, were observed at heterotype metaphases. At the heterotype anaphase univalents were seen to split. At homotype anaphases lagging of chromosomes occurs. Elimination



Figs. 19—21. Chromosomes of *pratensis* biotypes (continued). Fig. 19, $2n = \pm 75$; fig. 20, $2n = \pm 81$; fig. 21, $2n = \pm 85$. $\times 4380$.

of chromosomes takes place at both heterotype and homotype divisions and so on.

For the same reason as that assumed for *Poa alpina*, heterogamy is extremely improbable, *apomixis must also in this species be the cause of cytological and morphological constancy*. The biotype No. 8, it is true, is euploid, in which case the occurrence of heterogamy might be a little more plausible than in cases of constant aneuploidy. But the three other *pratensis* biotypes found to be constant are indeed aneuploid. Thus, apomictic seed formation may be regarded as established for 4 different *pratensis* biotypes. As constancy seems to be generally characteristic of single plant progenies of *pratensis* apomixis is in all probability most widespread in that species.

Fig. 15 shows a somatic plate of a *pratensis* biotype not mentioned in Table 4. The chromosome number, $2n = 36$, is the lowest met with hitherto in *pratensis*. However, the biotype in question seems to be a mixture of two types with different chromosome numbers. The biotype, grown in the fields of the Forage Crop Department, is represented by one large tuft. A small part of this tuft was transplanted in a pot and the root tips fixed. The majority of these roots had the number 36, the others had approximately twice as many. Root tips from a new part of the original tuft showed only the higher chromosome number. This case will be further studied before any conclusions are drawn.

The *pratensis* biotypes investigated have, on an average, very good pollen fertility. In most of them (Table 4) 90 to 100 per cent of the pollen grains are morphologically normal. However, in biotype No. 8 ($2n = 49$) there was a slight but clear inferiority in pollen fertility. Ten plants were examined. The percentage of good pollen ranged from 84 to 92 and was, on an average, 89.1. Thus, besides morphological and cytological constancy this biotype also shows a constant degree of partial pollen sterility. In addition to the biotypes cited in Table 4 pollen from six other biotypes with unknown chromosome numbers were examined (one plant from each biotype). Among these 5 had from 90 to 100 per cent good pollen, one plant was partially sterile (69 per cent).

Seed production in all the *pratensis* biotypes examined is perfectly good.

III. DISCUSSION.

Habitual apomictic seed formation or agamospermy (TÄCKHOLM 1922, p. 276) has not as yet been demonstrated with certainty in the

family Graminae, though, in a few cases, indications of apomictic phenomena have been described. The genus *Poa* has been subjected to embryological studies by NISHIMURA (cited from SCHNARF 1929) and ANDERSEN (1927).

NISHIMURA observed frequent formation of adventive embryos of sporophytic origin besides the normal embryo arisen from the fertilized egg cell. In several cases the egg cell seemed to be non-functional. In most cases the sporophytic embryos supplant the normal embryo. All these phenomena, however, are regarded by NISHIMURA to be the result of galls caused by insect attacks.

ANDERSEN, on the contrary, explains the frequent occurrence of poly-embryony in *Poa pratensis* and *P. compressa* not as a consequence of insect attacks but as the result of the formation of more than one embryo sac in the same nucellus. The author considers these embryo sacs to be developed either from two separate megaspore mother cells or from two megaspores of a single row of megaspores. In view of the present investigation it is evident that the abnormalities, leading to poly-embryony are autonomous and not caused by external influences. Further, it is probable that the extra embryos observed are either of sporophytic origin or the result of apomeiotic processes. It is noteworthy that ANDERSEN did not observe fertilization in *Poa pratensis* and *compressa* »although the slides were carefully examined for this detail«. Further embryological investigations on *Poa* are obviously necessary.

The only grass species hitherto supposed to be habitually apomictic is *Nardus stricta* (COULON, cited from SCHNARF 1929, p. 523). According to SCHNARF even this is uncertain and therefore needs further investigation.

As regards apomixis it is common occurrence that a genus may include both sexual and apomictic species, but as a rule all biotypes within a species behave in the same way with regard to the mode of reproduction. *Poa alpina* represents an exception to this rule, as it comprises both sexual and agamospermous biotypes. A few other such cases are known, viz. *Chara crinita* (ERNST 1918), *Hieracium umbellatum* (OSTENFELD 1910, ROSENBERG 1917), *Nigritella nigra* (AFZELIUS 1928, CHIARUGI 1929). In all these cases, including *Poa alpina*, the sexual biotypes have lower chromosome numbers than the apomictic types. Such is also often the case when sexual and apomictic species within the same genus are compared (see ROSENBERG 1930, p. 59).

Poa pratensis and *Poa alpina* represent new cases of intraspecific

variation in chromosome number. Whereas in earlier periods of cytological research intraspecific variation in chromosome number was regarded exceptional, an ever increasing number of cases are nowadays found where different biotypes of the same Linnean species have different chromosome numbers. Surveys of such cases are given by CLAUSEN (1931) and BRUUN (1932, pp. 154—163). In the majority of cases the different biotypes have multiples of the same basic number, less frequently the intraspecific variation is aneuploid. *Poa alpina* and *pratensis* belong to the latter category. In *Poa*, as in related genera, the basic number, no doubt, is 7. *Poa Chaixii* and *trivialis* have the lowest number of the genus, viz. $2n = 14$ (AVDULOW 1928 [cited from TISCHLER 1931], STÄHLIN 1929, AVDULOW 1931). These numbers I am able to confirm from my own experience (two strains of *trivialis* and one of *Chaixii* were examined). STÄHLIN and AVDULOW have also determined the chromosome numbers in *Poa alpina* and *pratensis*. STÄHLIN (1929) has examined the somatic chromosome number of *Poa alpina* L. var. *typica* BECK (from Munich) and var. *badensis* (HKE) KOCH (from Cluj, Roumania). In both the number is said to be 42. However, of the two plates reproduced in Tafel II, Figs. 2 and 3, only one of the plates has 42 chromosomes, the other (var. *typica*) clearly shows only 38 chromosomes. Evidently this biotype may have $2n = 38$ but certainly not $2n = 42$. According to AVDULOW (1931) the material of *Poa alpina* investigated by him has $2n = 32-34$. Obviously these observations point in the same direction as my own results, viz. that *Poa alpina* is characterized by different aneuploid chromosome numbers.

With regard to *Poa pratensis* STÄHLIN has published the number $2n = 56$, AVDULOW found the somatic numbers 28, 56 and 70. In view of my own results I do not feel convinced that all these numbers are really euploid. The following quotation from STÄHLIN's paper in combination with the error concerning *Poa alpina* justifies this suspicion: »Die Feststellung der in der betreffenden Zellen vorhandenen Chromosomenzahl machte auch bei der angewendeten Methode Schwierigkeiten; die Höhe der Vervielfachung konnte dagegen stets sicher bestimmt werden».

Other *Poa* species showing intraspecific variation of chromosome number are *P. nemoralis* and *compressa*. In *P. nemoralis* AVDULOW found $2n = 28$, STÄHLIN $2n = 42$. One *nemoralis* biotype investigated by me had more than fifty chromosomes, possibly $2n = \pm 56$. In *P. compressa* STÄHLIN counted 56, AVDULOW 42 chromosomes. I have

investigated three different biotypes of *compressa*, one of which had $2n = 42$, the others $2n = \pm 42$.

As most plants are sensitive to the presence of extra chromosomes and deviations from euploidy, especially if the somatic number is low, it is surprising to find in *Poa alpina* almost every number from 22 to 38 without any serious effects on the viability. It might be supposed that in the agamospermous biotypes the chromatin mass is in fact euploid and the aneuploidy of a secondary nature caused by fragmentation. This supposition is contradicted by the following two circumstances.

1) Most other apomictic plant species are euploid, as e. g. the majority of the *Hieracium* species (ROSENBERG 1917), *Erigeron* and *Eupatorium* (HOLMGREN 1919), *Rosa* (TÄCKHOLM 1922), *Rubus* (LONGLEY 1924), *Taraxacum* (see GUSTAFSSON 1931), viviparous forms of *Festuca ovina* (TURESSON 1930, 1931), *Potentilla* species (MÜNTZING 1931). As in cases of apomixis — pseudogamous plants excepted — the viability of the gametes does not play any rôle in the existence of such biotypes, fragmentation and other structural changes might flourish undisturbed. Considering that practically all apomictic plants are euploid, fragmentation — at least fragmentation leading to alteration of chromosome numbers — has not taken place in these plants. If one does not assume that the *Poa* species, in contrast to practically all other apomictic plants, have an exceptionally strong tendency to fragmentation, this contradicts the supposition that fragmentation is an essential cause of the aneuploid numbers in *Poa*.

2) In the sexual biotypes of *Poa alpina* the daughter plants get varying chromosome numbers and hence evidently varying chromatin masses. Though some plants are sublethal most daughter plants are obviously rather insensitive to such alterations in the amount of chromatin. This indicates that the apomictic biotypes are real aneuploids and not of secondary origin.

Some other plant genera in which insensibility to alterations in chromosome number is also known are e. g. *Cochlearia* (CRANE and GAIRDNER 1923), *Viola* (especially *Viola canina*, CLAUSEN 1931), *Crepis biennis* (see HOLLINGSHEAD and BABCOCK 1930, p. 19), *Prunus laurocerasus* (MEURMAN 1929), *Petunia* (from the experience of Dr. K. TJEBBES and the present writer).

However, not all chromosome combinations in sexual *Poa alpina* are successful. Some plants are sublethal, others sterile. Probably there is a selection also in earlier stages. It was noticed, for instance,

when raising the four seedling families discussed above (p. 137), that the seed from sexual mother plants had a lower germination percentage than that of the apomictic plant. The following values were obtained. Germination percentages of seed from sexual mother plants: 68 ± 9 , 79 ± 5 and 58 ± 7 %, germination percentage of seed from the apomictic mother plant: 94 ± 3 %. In two of the sexual families, probably due to genotypic causes, a few plants died at the seedling stage.

The mother plant of the sexual *alpina* strain is of unknown origin. It may have been a spontaneous hybrid arisen from crosses between biotypes having different chromosome numbers. It is also possible that the Swiss representatives of *Poa alpina* are characterized by oscillating chromosome number, like the Danish forms of *Viola canina* (CLAUSEN 1931). The insensibility to alterations of the chromatin mass speaks in favour of the latter alternative.

A remarkable fact is the good pollen quality of the apomictic *Poa alpina* and *pratensis* biotypes. In most of these biotypes the pollen, morphologically at least, is quite as good as in pure lines of sexual plant species. Apomictic plants are generally more or less pollen sterile but some exceptions to this rule are already known, viz. *Hieracium aurantiacum* (see ROSENBERG 1930), *Atamosco texana* (PACE 1913), *Erigeron annuus* (HOLMGREN 1919), diploid biotypes of the pseudogamous *Potentilla argentea* (MÜNTZING 1928, 1931). Such cases furnish evidence against the hypothesis of STRASBURGER (1905) that pollen sterility is the cause of apomixis.

This old problem — the origin of apomixis — must be raised once more on account of the findings reported in the present paper. There is a certain probability that the agamospermous *Poa alpina* and *pratensis* biotypes are aneuploid segregation products, since sexual, aneuploid *alpina* plants are viable. But this hypothesis may only be proved by obtaining apomictic products in the progeny of sexual plants. As the apomictic biotypes of *alpina* seem to have higher chromosome numbers than the sexual ones, it is chiefly the sexual biotypes with the highest chromosome numbers that are of interest. As the descendants of sexual *alpina* plants have been found to have both lower and higher chromosome numbers than the mother, it should be possible to increase the chromosome number by selection. This may possibly influence the mode of reproduction and will be subject to future observation.

How widespread is the agamospermy in *Poa*? The present investigations have shown that in *Poa alpina* there are not only the two

modes of propagation hitherto known, viz. »normally sexual» and viviparous propagation, but a third mode, agamospermy, has to be added. As yet agamospermy has only been proved with regard to a few North Swedish biotypes, but in all probability it is not limited to these alone. As is the case of *Poa alpina* aneuploid chromosome numbers seem to be common also in *Poa pratensis*. As this seems always to be correlated with morphological constancy (and cytological constancy in the case where it has been investigated) it is probable that agamospermy prevails in this species. Possibly also sexual biotypes may exist. Since the genus *Poa* is very polymorphous it is rather probable that also other species than *alpina* and *pratensis* are wholly or partly agamospermous. ANDERSEN (1927) found the embryological conditions in *Poa compressa* to be the same as in *Poa pratensis*.

In the genus *Festuca* the chromosome conditions are also most variable. *Festuca ovina* especially shows a high degree of intraspecific variation in morphological as well as cytological respects (LEWITSKY and KUZMINA 1927, LEWITSKY 1928, STÄHLIN 1929, TURESSON 1926, 1930, 1931). In this species, which comprises both viviparous and non-viviparous biotypes and all kinds of intermediate gradations (TURESSON 1926), the chromosome numbers, according to the cited authors, are all euploid. The non-viviparous biotypes are regarded as sexual. In analogy to *Poa* it might perhaps be worth while to investigate more closely if apomictic seed formation does not occur also in the genus *Festuca*. Especially interesting from this point of view are the semi-viviparous forms, which may propagate by seeds as well as by bulbils. In several amphi-apomictic forms TURESSON (1931) found the somatic number 21. Other biotypes had $2n = 28$. In the natural habitats, it is true, these forms probably propagate exclusively by bulbils. This fact may explain the maintenance of odd chromosome multiples but, on the other hand, good seed production and the absence of vivipary are not sufficient evidence of sexuality, even if the chromosome multiples are euploid and even. In *Potentilla argentea* different biotypes with euploid and even chromosome numbers, which give the impression of being normally sexual, have been shown to be apomictic by means of crossing experiments (MÜNTZING l. c.).

In *Poa* a series of crossing experiments, involving different biotypes of *alpina* and *pratensis*, have so far failed, owing to technical difficulties. Further experiments must be undertaken in order to decide whether the agamospermous biotypes are pseudogamous or not, that is, if pollination is necessary as a stimulus for seed development.

The question may be raised as to whether the apomictic *Poa alpina* and *pratensis* biotypes are auto- or allopolyploid. Observations of multivalents at the reduction division of *P. alpina* suggest a certain degree of autopolyploidy. Formation of multivalents is probably also met with in *P. pratensis*. The apparently good pollen fertility, in spite of irregular meiosis, also indicates chromosome duplication. On the other hand, the *pratensis* biotype with 49 chromosomes must have arisen from a cross between two different biotypes with different chromosome numbers. The number 49 cannot be the result of a union between one reduced and one unreduced gamete produced by the same plant or the same biotype. In such a case one of the gametes should have the double chromosome number of the other, and this is impossible as 49 is not divisible by 3. Thus, though the contrary is not quite excluded, it is probable that one of the parents of the biotype in question carried at least in part other genes than the other parent. Then, this *pratensis* biotype must be at least partly allopolyploid. This may be further elucidated by studies on the course of meiosis. Further, the embryological basis of the apomictic seed formation remains to be investigated. In analogy to the *Pilosella* group of the genus *Hieracium* the good pollen quality of *Poa* indicates apospory or nucellar embryony.

For practical plant breeding the present investigation is of some interest. In the first place because an explanation is given of the constancy in single plant progenies of *Poa pratensis*. This is not due to strict self-fertilization but to apomictic propagation. The different biotypes are clones, not pure lines. In the second place breeding work with this plant species must in the first line be restricted to clone selection. On account of the mode of reproduction artificial crossing and recombination are in most cases excluded. In *Poa alpina* the situation is somewhat different, as in this species sexual biotypes do occur. By means of selection stable biotypes with constant chromosome numbers may perhaps be obtained. As the chromosome number in the sexual forms studied oscillates it may be possible in this way to increase the chromosome number gradually. If gigantism in this case as in many others is associated with high chromosome numbers further breeding work may lead to interesting results from a practical point of view.

IV. SUMMARY.

1) The chromosome numbers in Swedish and Swiss biotypes of *Poa alpina* have been determined. Thirteen different numbers have

been found, ranging from 22 to 38. Eleven of these numbers are aneuploid.

2) Breeding work in combination with chromosome counts and preliminary observations on the meiotic divisions demonstrate that in at least three of the Swedish biotypes seed formation is apomictic. These biotypes have a constant chromosome number and are morphologically uniform. In contrast to this the Swiss forms of *alpina* are sexual and characterized by variable chromosome numbers and variable morphology.

3) The chromosome numbers of 8 biotypes of *Poa pratensis* have been determined. Among these seven biotypes have aneuploid numbers, ranging from ± 64 to ± 85 . One biotype has $2n = 49$ and may be regarded as heptaploid, as seven is the basic number in *Poa*.

4) As in *Poa alpina* breeding work and cytological examination have shown that in at least four of the *pratensis* biotypes investigated seed formation is apomictic. The apomictic propagation explains the morphological constancy which is characteristic of single plant progenies in *Poa pratensis*.

5) The cytological and experimental results are discussed from a theoretical and practical point of view and are compared with similar phenomena in other plant genera.

Svalöf, Cyto-Genetic Department of the Swedish Seed Association, September 1932.

LITERATURE CITED.

1. AFZELIUS, K. 1928. Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. — Svensk Bot. Tidskrift, Bd. 22, H. 1—2, pp. 82—91.
2. ANDERSEN, A. M. 1927. Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *Poa compressa*. — Journ. of agricult. research, Vol. 34, pp. 1001—1018.
3. AVDULOW, N. P. 1931. Karyo-systematische Untersuchung der Familie Gramineen. — Supplement 43th to the bull. of appl. bot., of genetics and plant-breeding, pp. 1—428.
4. BRUNN, H. G. 1932. Cytological studies in *Primula*. — Symbolæ botanicæ Upsalienses 1, pp. 1—239.
5. CHIARUGI, A. 1929. Diploidismo con amfimissia e tetraploidismo con apomissia in una medesima specie *Nigritella nigra* REICH. — Boll. della Soc. Italiana di Biologia Sperimentale, Vol. 4, fasc. 6, pp. 1—3.
6. CLAUSEN, J. 1931. *Viola canina* L., a cytologically irregular species. — Hereditas XV, pp. 67—88.

7. CRANE, M. B. and GAIRDNER, A. E. 1923. Species-crosses in *Cochlearia*, with a preliminary account of their cytology. — Journ. of genetics, Vol. 13, pp. 177—200.
8. ERNST, A. 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. — Jena.
9. GUSTAFSSON, Å. 1931. Zytologische und experimentelle Studien in der Gattung *Taraxacum*. — Hereditas XVI, pp. 41—62.
10. HOLLINGSHEAD, L. and BABCOCK, E. B. 1930. Chromosomes and phylogeny in *Crepis*. — Univ. Calif. Publ. Agricult. Sciences, Vol. 6, No. 1, pp. 1—53.
11. HOLMGREN, I. 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. — K. sv. vetensk.-akad. handl. Bd. 59. N:o 7, pp. 1—118.
12. LEWITSKY, G. A. 1928. Zur systematischen Karyologie der Gattung *Festuca*. — Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Suppl.-Bd. 2.
13. — 1931. An essay on cytological analysis of the fixing action of the chromo-acetic formalin and the chromic formalin. — Bull. of appl. bot., of genetics and plant breeding. Vol. XXVII, No. 1, pp. 175—185.
14. LEWITSKY, G. A. and KUZMINA, N. E. 1927. Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. — Bull. of appl. bot., of genetics and plant breeding, vol. 17.
15. LONGLEY, A. E. 1924. Cytological studies in the genus *Rubus*. — Am. Journ. Bot., Vol. 11.
16. MEURMAN, O. 1929. *Prunus laurocerasus* L., a species showing high polyploidy. — Journ. of genetics, Vol. XXI, No. 1, pp. 85—95.
17. MÜNTZING, A. 1928. Pseudogamie in der Gattung *Potentilla*. — Hereditas XI, pp. 267—283.
18. — 1931. Note on the cytology of some apomictic *Potentilla*-species. — Hereditas XV, p. 166—178.
19. OSTENFELD, C. H. 1910. Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. — Zeitschr. f. ind. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre, Bd. III, pp. 241—285.
20. PACE, L. 1913. Apogamy in *Atamosco*. — Bot. Gaz., Vol. 56.
21. ROSENBERG, O. 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. — Svensk Bot. Tidskr., Vol. 11.
22. — 1930. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. — Handbuch der Vererbungswissenschaft, Lief. 12 (II, L), Bd. II, pp. 1—66.
23. SCHNARF, K. 1929. Embryologie der Angiospermen. — Handb. der Pflanzenanatomie, II. Abt., 2. Teil, Bd. X/2.
24. STRASBURGER, E. 1905. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. 41.
25. STÄHLIN, A. 1929. Morphologische und zytologische Untersuchungen an Gramineen. — Wissensch. Archiv d. Landwirtsch., Bd. I.
26. TISCHLER, G. 1931. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabulae biologicae periodicae, Bd. I, pp. 109—226.
27. TURESSON, G. 1926. Studien über *Festuca ovina* L. I. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft. — Hereditas VIII, pp. 161—206.

28. TURESSON, G. 1930. Studien über *Festuca ovina* L. II. Chromosomenzahl und Viviparie. — *Hereditas* XIII, pp. 177—184.
29. — 1931. Studien über *Festuca ovina* L. III. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Chromosomenzahlen viviparer Formen. — *Hereditas* XV, pp. 13—16.
30. TÄCKHOLM, G. 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. — *Acta Horti Bergiani*, Bd. 7, N:o 3, pp. 87—381.
-

CONTENTS.

	Page
I. <i>Poa alpina</i>	131
1. Origin of the material	131
2. Chromosome numbers	132
a) The Swedish biotypes	132
b) The Swiss biotypes	133
3. Morphology of the different biotypes	136
4. Pollen fertility	138
5. Conclusions	140
II. <i>Poa pratensis</i>	141
III. Discussion	145
IV. Summary	151

ZYTOLOGISCHE STUDIEN AN COMPACTOIDEN TYPEN VON TRITICUM VULGARE

VON ARTUR HÅKANSSON

LUND

(With a summary in English)

ÜBERSICHT.

IN den Weizen-Kulturen entstehen, mehr oder weniger »mutativ«, abweichende Pflanzen, von denen die s. g. Speltoiden am bekanntesten und meist studiert sind. Sie zeigen in bezug auf Form der Ähren Ähnlichkeiten mit *Triticum Spelta*. Andere abweichende Typen sind dagegen *T. compactum* etwas ähnlich und werden gern unter dem Namen Compactoiden zusammengefasst. Sie haben niedrigeren Halm und kürzere und dichtere Ähren als Normalpflanzen von *T. vulgare*. Speltoiden haben dagegen längeren Halm und längere und lockere Ähren als gewöhnliche *T. vulgare*.

Diese Formen sind von LINDHARD genetisch eingehend untersucht worden (LINDHARD 1922, 1923), auch NILSSON-EHLE hat über sie berichtet (NILSSON-EHLE 1920, 1921). Die Compactoiden treten primär in der Nachkommenschaft von Speltoidheterozygoten auf. Dabei ist es auffallend, dass sie beinahe nur in *B*-Reihen erscheinen (siehe NILSSON-EHLE 1921, S. 70; er fand sie nur einmal unter den Nachkommen einer Speltoide von anderem Typus; diese Speltoide war ein Abkömmling einer *B*-Heterozygote, zeigte aber *C*-Spaltung und war in dieser Hinsicht von ihren Schwesterpflanzen abweichend). Auch in den Kulturen von LINDHARD gingen die primären Compactoiden aus Speltoidheterozygoten hervor, deren Spaltung offenbar nach dem *B*-Typus von NILSSON-EHLE erfolgte (mehr als viermal so viele Heterozygoten als Normalpflanzen); nur zwei Pflanzen waren in den Nachkommenschaften, die aus Normalpflanzen : Speltoidheterozygoten im Verhältnis 1 : 1 (also wohl *C*-Typus) bestehen (LINDHARD 1922, S. 12); sie stammten übrigens auch hier ursprünglich von *B*-Typus ab. Ein paar Mal sollen Compactoiden aus Normalpflanzen erhalten worden sein (l. c. S. 17 und 27). Die primären Compactoiden aus den Kulturen von ÅKERMAN sind auch aus Speltoidheterozygoten hervorgegangen, teils aus Reihen mit *B*-Spaltung, teils aber auch aus Reihen mit 1 : 1 Spaltung (nach brieflicher Mitteilung von Dr. ÅKERMAN).

Die Anzahl der Compactoiden in den Nachkommen von *B*-Heterozygoten ist zwar klein — nach LINDHARD durchschnittlich ungefähr 0,5 %, z. B. 1 Compactoide auf 178 Heterozygoten und 33 Normalpflanzen — ihr Auftreten ist aber hier so regelmässig, dass sie als Ausspaltung bezeichnet wird (NILSSON-EHLE 1920).

Die primär entstandenen Compactoiden, die von NILSSON-EHLE *subcompactum*, von LINDHARD *compactum* genannt werden, sind heterozygotisch, sie spalten immer, ihre Spaltungen sind u. a. von LINDHARD untersucht worden. Einige spalteten einfach in Normalpflanzen und *compactum* im Verhältnis 1 : 1. Gewöhnlich kommt aber eine weit kompliziertere Spaltung vor. In ihrer Nachkommenschaft treten nämlich ausser Normalpflanzen und typische *compactum* auch Speltoidheterozygoten und compactoide Zwergpflanzen auf. Die letzteren werden von LINDHARD *kurz-compactum* genannt, sie sind niedriger als typische *compactum*, reifen spät und haben eine geringe Fruchtbarkeit. Phänotypisch kann man unter ihnen eine ganz besonders kleine Form unterscheiden, die *Zwerg-compactum* genannt wurde. Auch genotypisch enthielten die *kurz-compactum* verschiedene Typen. Man würde erwarten, dass sie konstant sein sollten und die homozygotische *compactum*-Form repräsentierten. Die meisten *kurz-compactum* spalteten aber in Normalpflanzen : Normal-*compactum* : *kurz-compactum* 2 : 1 : 1 oder 1 : 1 : 1, wobei interessanterweise diese Normal-*compactum* in der nächsten Generation Speltoidheterozygoten abspalteten. Die *Zwerg-compactum* scheinen dagegen beinahe konstant zu sein, sie spalteten nur einige Normalpflanzen ab, was möglicherweise auf Vizinismus beruhte (l. c. S. 31). Das Zahlenverhältnis in der Spaltung der primären Compactoiden von LINDHARD war ungefähr 8 Normalpflanzen, 3 Speltoidheterozygoten : 10 *compactum* : 1 *kurz-compactum*.

Nach NILSSON-EHLE spalteten seine *subcompactum* (= *compactum* von LINDHARD) in Normalpflanzen, *subcompactum*, Speltoidheterozygoten und Zwergpflanzen, die letztgenannten von sehr ausgeprägt compactoidem Typus und stark steril, also dieselbe Spaltung, die LINDHARD in den meisten Fällen fand (NILSSON-EHLE 1920, S. 297). Die Zahl der Zwerge war klein, sie entsprechen wohl den *kurz-compactum*-Typen.

Es sind in der Abhandlung von LINDHARD noch andere Typen beschrieben und genetisch untersucht worden, die mit den Compactoiden Ähnlichkeit zeigen. Da ähnliche Formen hier nicht untersucht werden konnten, sollen sie keine nähere Erwähnung finden. Doch verdienen die s. g. heterozygotischen Normalpflanzen (»Squarehead-Heterozy-

goten») hervorgehoben zu werden, die aus Nachkommen von Compactoiden hervorgehen, phänotypisch zwischen Normalpflanzen und typischen *compactum* stehen und sehr kompliziert spalten. Unter den Compactoiden gibt es ferner offenbar verschiedene Typen, die phänotypisch oft sehr schwer zu unterscheiden sind. Sie können nur auf Grund einer genetischen und zytologischen Analyse klassifiziert werden. Schliesslich sei erwähnt, dass LINDHARD an einer *compactum*-Pflanze eine chimäroide Ähre fand, die auf der einen Seiten vom *compactum*-Typus war, auf der anderen Speltoidheterozygoten ähnelte.

Betreffs der ausgespaltenen Zwergtypen sei hinzugefügt, dass von *T. vulgare* auch ganz andere Zwergformen bekannt sind, als die vom compactoiden Typus; so fand LINDHARD z. B. zwerghafte Speltoidheterozygoten. Das Verhalten der Compactoiden bei Kreuzungen, das auch von LINDHARD untersucht worden ist, soll hier nicht behandelt werden.

Die Genetik der Compactoiden ist also ziemlich gut bekannt, verwickelte und interessante Spaltungen sind entdeckt worden. Betreffs ihrer Zytologie sind unsere Kenntnisse schlechter. Die in der Literatur vorhandenen Angaben sind spärlich und tragen keineswegs zur Klärung der genetischen Probleme bezüglich Entstehung und Spaltungen der Compactoiden bei.

Aus LINDHARDS Material untersuchte WINGE zwei primäre *compactum*-Pflanzen. Die eine hatte 42 Chromosomen, dabei wurde oft ein »Vagabundenchromosom« während der Reifeteilung beobachtet. Die Chromosomenzahl der anderen Pflanze konnte nicht bestimmt werden. In einer begrenzten zwergartigen Compactoidenform degenerierten in den Antheren die Pollenmutterzellen schon vor dem Stattfinden der Reifeteilungen, weshalb keine zytologischen Studien gemacht werden konnten. Eine von den »Squarehead-Heterozygoten« hatte 41 Chromosomen, ein Chromosom war dabei in der ersten Reifeteilung univalent (WINGE 1924). Von den *subcompactum*-Typen von NILSSON-EHLE ist eine Pflanze von MÜNTZING untersucht, der die Chromosomenzahl 43 angibt (MÜNTZING 1930), nähere Studien konnten nicht gemacht werden. Aus dem Material von ÅKERMAN stammen zwei von HUSKINS untersuchte *subcompactum*-Pflanzen. Sie zeigten 21_{II} während der Reduktion, eingehende Studien wurden nicht gemacht (HUSKINS 1928, S. 111). Selbst habe ich eine Pflanze untersucht. Sie war aber zytologisch ganz abnorm, indem sie ein Chromosomenfragment hatte, ausserdem $20_{II} + 1_I$; das Univalent schien hier fragmentiert zu sein (HÅKANSSON 1930). Im Bereich der Zytologie der Compactoiden liegt auch eine Untersuchung von zwei Speltoidheterozygoten, die aus *sub-*

compactum-Pflanzen von NILSSON-EHLE und ÅKERMAN hervorgegangen sind. Sie hatten beide 41 Chromosomen und eine ähnliche Zytologie wie *B*-Heterozygoten (HÅKANSSON 1931).

Die verschiedenen Theorien über die Entstehung der Compactoiden sollen nur kurz gestreift werden. Laut NILSSON-EHLE (1920) entstehen gewisse Speltoidheterozygoten infolge des gleichzeitigen Mutierens von drei gekoppelten Faktoren *A*, *B* und *C*, die zu *abc* mutieren («Komplexmutation»). *a* und *b* (Begrannungs- und Speltoidenfaktor) sind sehr stark gekoppelt, *c* dagegen lockerer, sodass bisweilen *ABc*, d. h. *subcompactum* entsteht. Bei der Entstehung anderer Speltoidheterozygoten umfasste das Mutieren keinen so grossen Komplex, *C* blieb unverändert, es entsteht eine Speltoidenform *abC*, die keine *subcompactum*-Pflanzen abspalten kann (NILSSON-EHLE 1920). Während also NILSSON-EHLE die *compactum*-liefernde Mutation in die ursprüngliche Normalpflanze verlegt, die erst die Speltoidheterozygote hervorbringt, aus der später *subcompactum* infolge Crossing-over ausspaltet, ist LINDHARD der Ansicht, dass bei der Entstehung von *compactum* aus Speltoidheterozygoten eine zweite Mutation stattfindet. Er verwendet folgende Bezeichnungen: Normalgamete = *N*, Speltoidgamete = *Sp*, *Compactum*-Gamete = *SpC* (es überführt auch das Speltoidmerkmal) und sagt später dass »die *Compactum*-Gamete eine Speltoidgamete« sei, »in welcher ein bestimmtes Chromosom fehlt« (LINDHARD 1923, S. 214). Er glaubte nämlich nach der präliminären Untersuchung, dass die heterozygotischen Compactoiden 41 Chromosomen besitzen, was sich aber als falsch erwies. NILSSON-EHLE verglich seinerseits die Komplexmutationen mit s. g. deficiency-Mutationen bei *Drosophila* (NILSSON-EHLE 1920).

WINGE (1924) suchte die Entstehung und das genetische Verhalten der Speltoiden und Compactoiden auf Grund seiner zytologischen Beobachtungen zu erklären. Der Typus wird bestimmt durch das quantitative Verhältnis des *B*-Chromosoms, in dem ein ährenverlängernder Faktor, wie auch ein Faktor für Begrannung liegt, zu den *C*-Chromosomen. Das *C*-Chromosom hat einen Hemmungsfaktor, der epistatisch über den Begrannungsfaktor im *B*-Chromosom ist, und einen ährenverkürzenden Faktor. Im Normaltypus sind das *B*- und das *C*-Chromosom im Gleichgewicht, ihre Chromosomenformel sei $\frac{ABC}{ABC}$. In den Speltoiden ist ein Überschuss von *B*-Chromosomen gegenüber *C*-Chromosomen anzunehmen, eine Speltoidheterozygote mit unveränderter Chromosomenzahl sei $\frac{ABB}{ABC}$. In den Compactoiden besteht dagegen ein

Überschuss an C-Chromosomen, die Formel der entsprechenden *compactum*-Heterozygote sei $\frac{ACC}{ABC}$. Betreffs der kurz-*compactum* und Zwerg-*compactum* sei nach WINGE anzunehmen, dass B-Chromosomen entweder ganz fehlen, die Formel sei etwa $\frac{AoC}{AoC}$, oder C im grossen Überschuss vorhanden ist. Die Entstehung der fraglichen Typen sei also die Folge der Bildung von Gameten mit abweichendem Chromosomeninhalt *ABB* oder *ACC* statt *ABC*, und die wichtigste Ursache ihrer Bildung sei eine zufällige Konjugation zwischen einem B- und einem C-Chromosom anzunehmen; bei einer solchen Paarung könnte ein Austausch zwischen B und C stattfinden, so dass ein Crossing-over-Chromosom (*BC*) gebildet würde, das in bezug auf die Ährenform »neutral« sei, indem es sowohl ährenverlängernde wie ährenverkürzende Faktoren hätte. Der Theorie von WINGE haben sich mehrere Forscher angeschlossen (HUSKINS 1928); es sind aber von mehreren Seiten Einwände gegen gewisse Einzelheiten gemacht worden.

Ich habe verschiedene Compactoiden und ihre Nachkommenschaft einer zytologischen Analyse unterzogen. Das untersuchte Material war verschiedener Herkunft. Formen aus Winterweizen habe ich hauptsächlich aus den Kulturen von Professor H. NILSSON-EHLE in Svalöf geholt. Sommerweizentypen stammen aus den Kulturen von Dr. ÅKE ÅKERMAN, Svalöf. Schliesslich habe ich einiges Material von Herrn ERNST NILSSON in Eslöv bekommen. Mehrere Sommer sind Fixierungen gemacht worden, doch konnte nur wenig Material von den Zwergtypen zur Untersuchung kommen; dies beruhte darauf dass die Zahl dieser Pflanzen in den Kulturen klein ist, dass sie eine sehr geringe Fruchtbarkeit zeigten und oft nur eine einzige oder zwei Ähren hatten. Dabei kann der Pflanzentypus erst bestimmt werden, wenn die Ähre aus dem Halm hervorkommt, dann sind aber die Reifeteilungen abgeschlossen, und die Ähre ist zu alt um zur zytologischen Untersuchung zu gelangen. Auf Grund der starken Sterilität bekommt man oft keine Nachkommen der Zwerge, sodass man sich keine grössere Zahl von Pflanzen beschaffen kann, sondern auf die wenigen aus *subcompactum* ausgespaltenen für die Untersuchung angewiesen ist.

Untersucht wurde meistens die Chromosomenkonjugation in den Pollenmutterzellen. Nur in einigen Fällen wurden somatische Kernplatten aus Wurzelzellen studiert. Die fixierten Ährchen wurden immer in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Die Schnittdicke war 15—20 μ . Als Fixiermittel wurde meist BOUIN-ALLEN oder

seltener die zweite Mischung von LA COUR verwendet, nachdem die Ährchen zuerst ein paar Minuten in CARNOY verweilt hatten. Meistens wurde NEWTONS Gentiana-Violett-Färbung verwendet, die Präparate wurden dabei gern ziemlich stark abgefärbt, was die Durchsichtigkeit der Kernteilungen erhöhte.

DIE COMPACTOIDEN AUS DEN KULTUREN VON NILSSON-EHLE.

DIE SUBCOMPACTUM-SPALTUNG.

Die primären, heterozygotischen Compactoiden werden *subcompactum* genannt. Es wurden Fixierungen von verschiedenen Pflanzen in den *subcompactum*-Nachkommen gemacht. Es war eine starke Spaltung vorhanden und Normalpflanzen, *subcompactum*-Pflanzen, Speltoid-heterozygoten und Zwerge mit ausgeprägt compactoiden Ähren traten auf. Das Material stammte aus Winterweizen (Panzerweizen).

Subcompactum. — Es wurde eine ziemlich grosse Anzahl von *subcompactum*-Pflanzen untersucht, und zwar wurden mehrere Jahre Fixierungen gemacht, nämlich in den Sommern 1928, 1930 und 1931. Es dürfte also ein repräsentatives Material zur Untersuchung gelangt sein, und es konnten hierbei keine zytologischen Verschiedenheiten zwischen den Pflanzen beobachtet werden, die alle in der ersten Reifeteilung einen charakteristischen Unterschied zwischen zwei »homologen« Chromosomen zeigen.

Nach Auflösung der Membran des Diakinese-Kerns und in der folgenden Metaphase liess sich die Chromosomenpaarung am besten studieren. Die Chromosomenzahl erwies sich als unverändert 42. Es waren während der Paarung 20 Bivalente von gewöhnlichem Aussehen und ein heteromorphes Bivalent vorhanden, in dem die gepaarten Chromosomen sehr verschieden waren (Fig. 2 a), oder es waren die letztgenannten unkonjugiert, und traten als zwei Univalente auf (Fig. 1 a). Die beiden Chromosomen schienen durchschnittlich ungefähr ebenso oft konjugiert wie frei zu sein. In einer Anthere waren sie frei in 39 Pollenmutterzellen, während in 38 das Heteropaar unterschieden werden konnte. In anderen Fällen waren die Chromosomen jedoch in mehr als 50 % der Pollenmutterzellen konjugiert, besonders in früheren Stadien der Metaphase. Trivalente oder Quadrivalente sind äusserst selten. Ob unter den in Fig. 1 b abgebildeten Chromosomen sich wahre Quadrivalente befinden ist ungewiss (vergl. die Ausführungen S. 168). Ihr Auftreten kann nicht signifikativ sein und nicht mit der Entstehung

von *subcompactum* in Zusammenhang stehen. Multivalente habe ich nämlich auch in 41-chromosomigen Formen beobachtet (siehe S. 179). In einigen Zellen war die Konjugation zwischen zwei anderen Chromo-

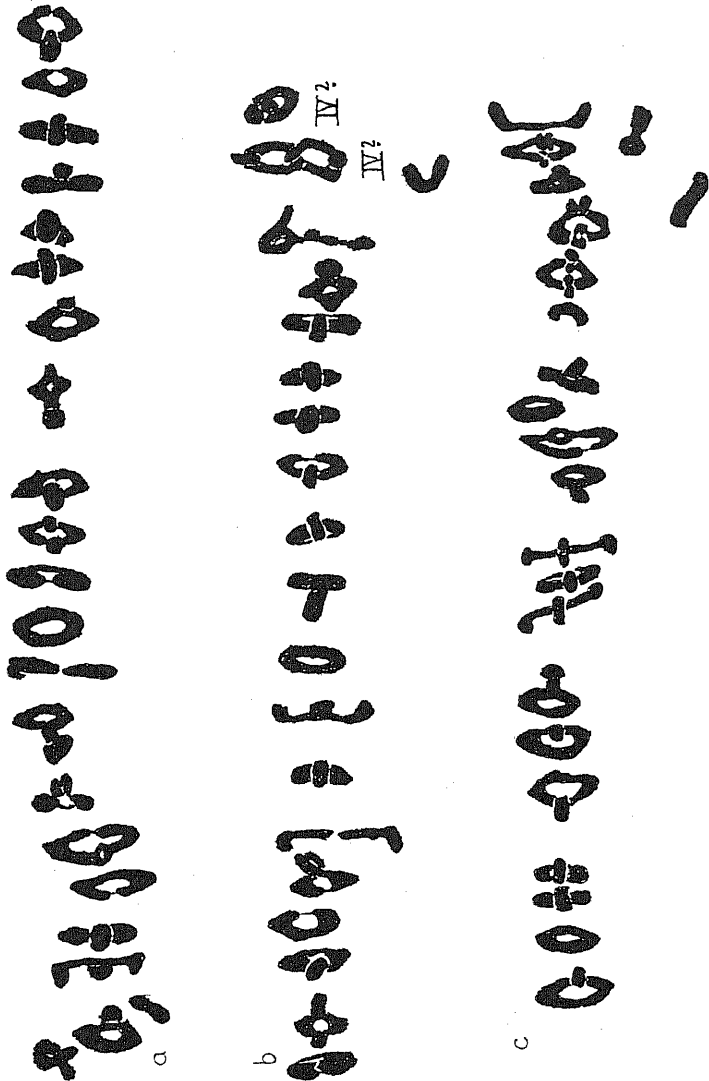


Fig. 1. *Subcompactum* aus Winterweizen. a—c: Die Chromosomen in drei Metaphasen der ersten Reifeteilung. $\times 2000$.

somen unterblieben, es kamen nämlich vier Univalente vor (Fig. 1 c). Auch dies ist eine für die Deutung der *subcompactum*-Typen unwesentliche Erscheinung, die ich mehr oder weniger häufig bei allen von mir studierten *Triticum vulgare*-Typen beobachtet habe. Auch von anderen

Forschern ist dies mehrmals erwähnt; so hat neulich HOLLINGSHEAD die Chromosomenpaarung in Varietäten und in Hybriden zwischen Varietäten von *Triticum vulgare* studiert und selten Quadrivalente oder Trivalente, häufig aber Univalente gefunden. In einigen Kreuzungen waren Univalente sehr häufig, kamen in mehr als ein Drittel der Pollenmutterzellen vor, und waren offenbar besonders häufig in Zellen, deren Entwicklung etwas verspätet war (HOLLINGSHEAD 1932).

Die Form der Bivalente während der ersten Metaphase wird, wie Studien der letzten Jahre besonders von DARLINGTON dargetan haben, hauptsächlich dadurch bestimmt wie und wo die beiden gepaarten Chromosomen vereint sind, sie werden dabei immer durch Chiasmata zusammengehalten. Die Chiasmata können nach der Terminologie von DARLINGTON terminal sein, d. h. ganz auf die Enden des Chromosoms verlegt oder interstitiell sein. DARLINGTON hat auch die Bivalente in *Triticum turgidum* und *dicoccum* nebst ihrem Bastard studiert (DARLINGTON 1931). Er findet, dass die Anzahl von Chiasmata in den Bivalenten von eins bis drei variiert, und dass »a certain amount of terminalisation occurs«, d. h. die Zahl der interstitiellen Chiasmata hat offenbar während der Prophase abgenommen. In dem Bastard war die Zahl der Chiasmata geringer. HOLLINGSHEAD fand auch, dass die Bivalentchromosomen von *Triticum vulgare* meist nahe oder an dem einen oder beiden Enden sich berühren, nur zufälligerweise in der Mitte (HOLLINGSHEAD 1932). Ähnliche Beobachtungen sind auch hier gemacht. Fig. 1 a—c zeigen die Chromosomen von drei Pollenmutterzellen derselben *subcompactum*-Pflanze. In bezug auf die Bivalente ist klar, dass die Chiasmata terminal oder subterminal sind. Ringe mit einem, seltener zwei meist ziemlich kurzen Querarmen sind am häufigsten, oder die Chromosomen sind nur am einen Ende vereint, letzterenfalls sind sie gewöhnlich sehr langgestreckt, wohl infolge des Zuges der Spindelfasern. Die Zahl der Chiasmata in den Bivalenten exakt zu bestimmen, ist oft kaum möglich, sodass die Zahl der Chiasmata in einer Pollenmutterzelle nur annähernd angegeben werden kann. In Fig. 1 a sind 20 Bivalente mit, wie es scheint, 60 Chiasmata vorhanden. Das erste Bivalent zeigt drei, das 2te zwei, das 3te drei (es ist ein Ring mit Querarm) u.s.w., das 13te hat fünf, das 15te drei oder vier. Durchschnittlich also pro Bivalent 3,0 Chiasmata. In dem in Fig. 1 b abgebildeten Chromosomensatz waren 16 unzweifelhafte, normale Bivalente in der Pollenmutterzelle deutlich mit zusammen 44 Chiasmata, pro Bivalent also 2,8, in Fig. 1 c sieht man 19 Bivalente mit 53 Chiasmata, im Mittel also 2,8. Im allgemeinen scheinen drei Chiasmata in den gewöhn-

lichen Bivalenten während der Metaphase vorhanden zu sein, beim Studieren von besserem Material dürfte sich aber wahrscheinlich herausstellen, dass diese Zahl zu niedrig ist. Der Terminalisationskoeffizient, also der Bruch der durch die Zahl der terminalen Chiasmata, im Ver-

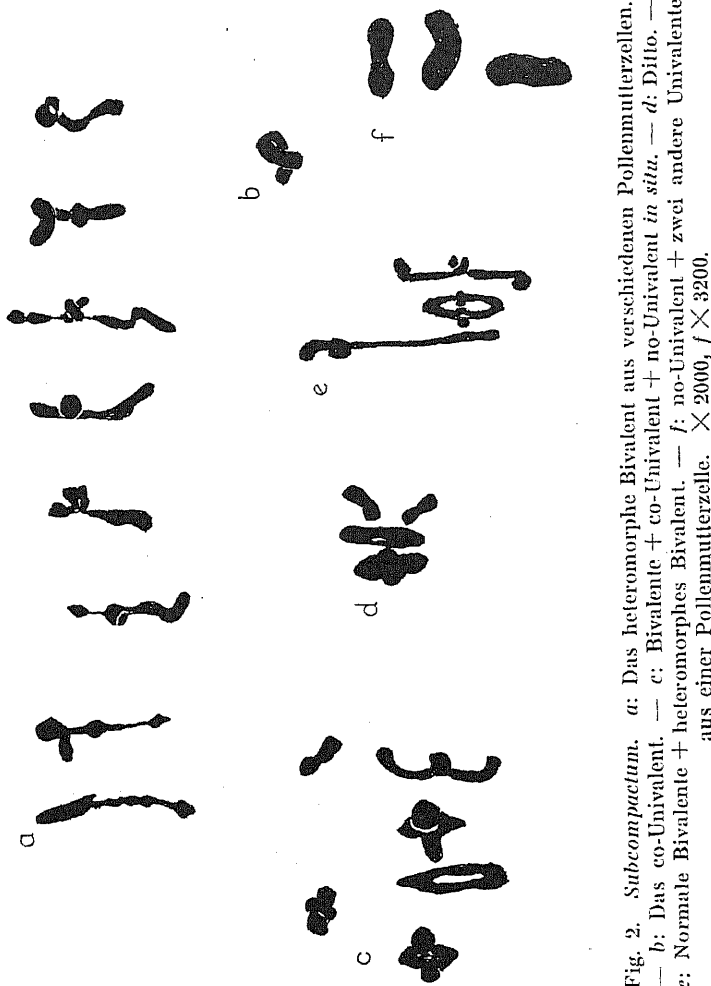


Fig. 2. Subcompactum. a: Das heteromorphe Bivalent aus verschiedenen Pollenmutterzellen. — b: Das co-Univalent. — c: Bivalente + co-Univalent + no-Univalent *in situ*. — d: Ditto. — e: Normale Bivalente + heteromorphes Bivalent. — f: no-Univalent + zwei andere Univalente aus einer Pollenmutterzelle. $\times 2000$, $f \times 3200$.

hältnis zu sämtlichen Chiasmata gebildet wird (siehe DARLINGTON 1932), scheint ungefähr 0,6 zu betragen. DARLINGTON hat 0,65 gefunden.

Über die signifikative Natur des heteromorphen Bivalents können aber kaum Zweifel herrschen, weil diese beiden Chromosomen immer vorhanden sind. Wenn sie ungepaart sind, haben sie sehr verschiedenes Aussehen. Das eine Univalent ist kleiner und bedeutend schlanker; hat

aber ein normale Form und wird hier no-Univalent benannt. Beim Vergleich mit gewöhnlichen Univalenten, was in Zellen mit Nichtkonjugation in einem anderen Paar stattfand (Fig. 1 c, das no-Univalent liegt in der Kernplatte), ist ersichtlich, dass es nicht nur ziemlich kurz sondern auch schlanker ist als andere Univalente. Dies geht auch aus Fig. 2 f hervor. In somatischen Kernplatten aus Wurzelzellen konnte aber kein besonders schlankes Chromosom entdeckt werden, weshalb das Chromosom keine Art Fragmentation erlitten haben dürfte, sondern sein Schlankerwerden dürfte auf »Milieu«-Verhältnisse beruhen. Übrigens ist es auffallend, dass seine Grösse und Dicke etwas variiert, bisweilen ist es sehr klein, als ob es sich in Degeneration befände.

Das andere Univalent, hier das co-Univalent, ist oft kurz und plump, ungefähr in der Mitte eingeschnürt (Fig. 2 d), hat aber oft ein sehr eigentümliches Aussehen, weil es einem kleinen Bivalent ähnlich ist (siehe Fig. 2 b und c). Ich glaubte anfangs es sei ein Bivalent, aber es hatte nur eine Spindelanheftung und wurde nur selten in die Kernplatte eingeordnet. Über die univalente Natur des fraglichen Chromosoms kann also kein Zweifel herrschen. Es sieht aber oft so aus, als ob ein schmales Univalent in der Mitte umgebogen sei, die beiden Stücke längskonjugiert wären und ein Chiasma zwischen ihnen oft ausgebildet sei. Es sollte also dem Univalent in s. g. sekundären Trisomen von *Datura Stramonium* gleichen. Das Verhältnis der plumpen Form zum »bivalenten« Aussehen ist mir nicht ganz klar.

Die beiden Univalente verhalten sich abweichend von den Univalenten der Speltoidheterozygoten, und von den Univalenten der Zerealien überhaupt in ihrem Verhalten während der Anaphase. Sie gehen nämlich meist ungeteilt nach den Polen der Kernspindel; gewöhnlich gelangen sie dabei nach verschiedenen Seiten, so dass in jeder Anaphaseplatte 21 Chromosomen gezählt werden können, nicht selten liegen sie aber in derselben Spindelhälfte (Fig. 2 c). In einer Anthere war das letztere Verhalten in 12 Pollenmutterzellen zu beobachten, während das zuerst erwähnte in 27 Zellen vorkam. Die Anaphase ist regelmässig und nur selten werden im Äquator der Kernspindel nachhinkende Univalente geteilt. Diese dürften bisweilen überzählige Univalente sein, aber bisweilen werden das no- und co-Univalent doch längsgeteilt (Fig. 3 b), das letztere nimmt in der späteren Anaphase das Aussehen von gewöhnlichen Univalenten an.

In mindestens 50 % der Pollenmutterzellen sind die beiden no- und co-Chromosomen in der Metaphase miteinander vereint. Sie bilden wie erwähnt ein heteromorphes Bivalent, das oft wie ein Trivalent aus-

sieht. Die gewöhnlichste Form ist die, die das erste und zweite Bivalent in Fig. 2 a zeigten, nicht so häufig ist die des dritten bis sechsten Bivalents in der Figur. In dieser hat das co-Chromosom normale Form, als ob es nur mit dem no-Chromosom und nicht mit sich selbst gepaart wäre. Andere Formen sind selten. Das kleine Chromosom hat subterminal eine Einschnürung, die oft zu einem Faden ausgezogen ist, und die eine eckige Chromomere von typischem Aussehen hervortreten lässt. Das grosse Chromosom ist dagegen entweder doppeltgebogen mit oder ohne Querarm (»selbstkonjugiert«), oder mehr oder weniger gerade mit einer Einschnürung. In der Anaphase gelangen die beiden Chromosomen nach verschiedenen Polen.

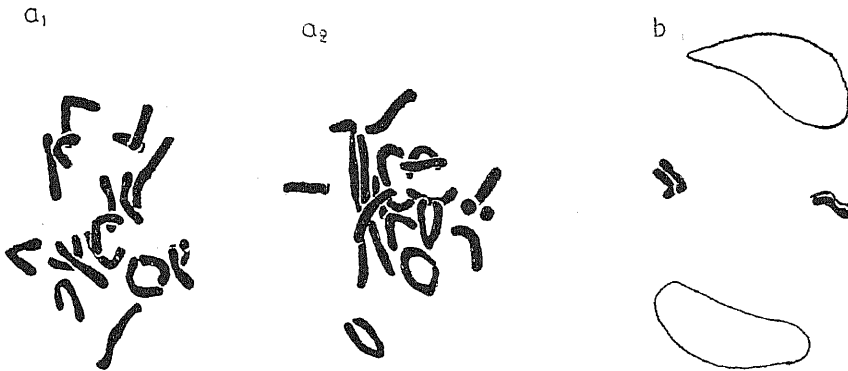


Fig. 3. *Subcompactum*. a_1 — a_2 : Nichtkonjugation. — b: Spaltung der beiden Univalente. $\times 2000$.

Es bekommen also die Pollenkörner durch die Reduktion 20 gewöhnliche Chromosomen und entweder ein co-Chromosom oder ein no-Chromosom. Solche Körner werden in gleicher Anzahl gebildet und machen die Hauptmenge des Pollens aus. Infolge der häufig ausgebliebenen Konjugation werden aber, wie beschrieben wurde, auch Pollenkörner mit sowohl co- und no-Chromosom, wie auch in gleicher Zahl solche gebildet, denen beide diese Chromosomen fehlen. Mit Rücksicht auf die häufige Variation in den Pollenfächern wurde nicht versucht die Proportionen der verschiedenen Körner im Pollen genauer zu berechnen. Die beiden letzteren Typen müssen nach den obigen Beobachtungen jedenfalls viel weniger als $\frac{1}{4}$ der Pollenkörner ausmachen.

Die zweite Reifeteilung bei *subcompactum* hat nur einen neben-sächlichen Einfluss auf die Chromosomenverteilung, sie verläuft regelmässig und nur ziemlich selten wurden Chromosomen eliminiert. Es

konnte kein Chromosom von auffälligerem Exteriör beobachtet werden, ebenso wenig wie in den somatischen Teilungen das co-Chromosom aufzufallen scheint.

Die Teilungen in den Pollenmutterzellen zeigen nur selten grössere Störungen, solche sind wohl nicht häufiger als beim Normaltypus. In Fig. 3 a ist indessen eine zufällige Abnormität abgebildet. Die anderen Pollenmutterzellen im Pollenfach hatten normale Chromosomen, die nach Auflösung der Kernmembran des Diakinesekerns zerstreut im Zytoplasma lagen, die Kernteilung in der abnormen Pollenmutterzelle erfolgte in derselben Phase, ihre Chromosomen waren aber ungepaart und sehen wie somatische Chromosomen aus. In dieser Zelle war die Konjugation in der Prophase vermutlich ganz ausgeblieben. Über einen Fall von Non-konjugation sämtlicher Chromosomen bei *Triticum vulgare* berichtete neulich SAPÉHIN (SAPÉHIN 1930), nämlich in der Nachkommenschaft einer Pflanze, deren Ähren der Einwirkung von Röntgenstrahlen ausgesetzt wurden. Aus dem Text geht jedoch nicht klar hervor, ob die Konjugation in allen Pollenmutterzellen ausblieb, oder ob dies nur eine zufällige Anomalie war.

Eine ausgespaltene compactoide Zwergpflanze. — Diese Pflanze erschien in der Nachkommenschaft einer *subcompactum*-Pflanze, und zeigte phänotypisch sehr ausgeprägten Zwergtypus.

Auch hier war wie bei *subcompactum* die Chromosomenzahl unverändert. Fig. 4 e zeigt die beiden Polplatten nach der ersten Anaphase, die eine hat 20, die andere 22 Chromosomen, von denen das eine erst nach einer anderen Einstellung der Mikrometerschraube sichtbar wurde und also vielleicht der ersten Polplatte angehörte. In anderen Zellen wurde aber auch die Verteilung $22 + 20$ beobachtet. Die erste Metaphase ist dadurch ausgezeichnet, dass sehr oft *zwei* Univalente von demselben Aussehen wie das co-Univalent von *subcompactum* zu sehen sind. Das no-Univalent dagegen fehlte hier (siehe Tafel I, Fig. 7).

Die beiden co-Univalente waren oft gepaart, die Metaphaseplatte hatte dann nur Bivalente von gewöhnlichem Aussehen. Das von den co-Chromosomen gebildete Bivalent ist einer abweichenden Form zufolge nur selten unterscheidbar (Fig. 4 c, dagegen zeigt Fig. 4 f keine Konjugation sondern wahrscheinlich nur eine Verklebung der beiden Chromosomen). Meist haben die co-Chromosomen, wenn miteinander konjugiert, normale Form. In einem Schnitt konstatierte ich, dass die co-Chromosomen in 9 Zellen konjugiert waren, während sie ist also recht häufig. Die co-Univalente liegen meist ausserhalb der in 7 Zellen als Univalente auftraten. Ein Ausbleiben der Konjugation

Kernplatte, und solchenfalls bald auf verschiedenen, bald auf derselben Hälfte der Kernspindel (Fig. 4 a). Sie sind zuweilen kurz und von gedrungener Gestalt, doch ist dabei meist zu beobachten, dass sie aus zwei Hälften bestehen, von denen die eine scheinbar schmaler ist, was aber darauf beruht, dass sie rechtwinklig gegen die breiter erscheinende Hälfte gedreht ist. Die Überkreuzung an dem einen Ende des Chromosoms ist hier bisweilen sehr deutlich (Fig. 4 b).

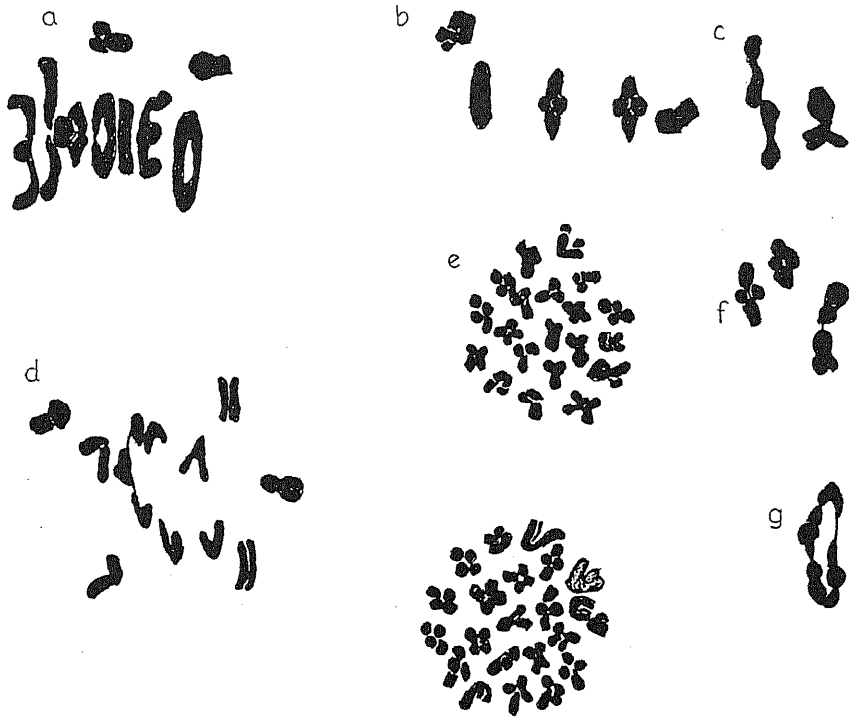


Fig. 4. *Ausgespaltene Zwergcompactoide*. a: Bivalente + 2 co-Univalente *in situ*. — b: Ditto. — c: Zwei Fälle von Paarung der co-Univalente. — d: Anaphase, die co-Univalente sind ungeteilt. — e: Die beiden Polplatten. — f: Paarung der Univalente? — g: Multivalent. $\times 2000$.

Nicht selten sind in der Pollenmutterzelle noch mehr Univalente vorhanden, diese haben jedoch Aussehen von gewöhnlichen *Triticum*-Univalenten. Die erste Reifeteilung sieht unregelmässiger aus als bei *subcompactum*-Pflanzen. Die Bivalente in der Kernplatte liegen oft nicht auf derselben Höhe, die Chromosomen gehen in der Anaphase mehr ungleichzeitig auseinander (Fig. 4 d), sodass die Anaphase während kürzerer Zeit unregelmässig aussieht. Die Univalente werden meist

nicht geteilt. Häufiger als bei *subcompactum* sind Univalente oder Quadrivalente in den Pollenmutterzellen, Fig. 4 g zeigt vielleicht ein Hexavalent.

Ausgespaltene Speltoidheterozygoten. — Zwei neue Pflanzen wurden untersucht. Sie erwiesen sich mit Hinsicht auf ihre Zytologie als Speltoidheterozygoten vom *B*-Typus. Die Chromosomen waren $20_{II} + 1_I$. Das Univalent war dem no-Univalent in *subcompactum* offenbar sehr ähnlich (Fig. 6 a). Betreffs des Verhaltens des Univalents in der ersten Anaphase ist hervorzuheben, dass es oft nicht gespalten wurde, es verblieb ungeteilt und gelangte nach dem Pole oder es degenerierte wie es schien nicht selten, ohne in einem der Tochterkerne einverleibt zu werden. Längsteilung des Univalents wurde auch beobachtet (Fig. 6 b), scheint aber nicht so oft vorzukommen. In gewöhnlichen *B*-Heterozygoten, die also nicht aus *subcompactum* stammen, ist dagegen eine Längsspaltung in der Anaphase Regel, die das gewöhnliche Verhalten von *Triticum*-Univalenten demonstriert.

In der Metaphase habe ich bei den untersuchten *Triticum*-Typen bisweilen Bildungen gesehen, deren Natur ungewiss war. Sie konnten nämlich ebenso gut Quadrivalente vorstellen, also aus vier gepaarten Chromosomen bestehen, als zwei mit einander vereinte Bivalente sein. Das eine Bivalent sollte also an dem anderen aufgehängt sein, weil bei der Chromosomenkonjugation in der Prophase ein Chromosom zwischen zwei sich paarenden zu liegen kam. Fig. 1 b und 6 d zeigen solche ungewisse Bildungen. Aufgehängte Bivalente sind z. B. bei *Oenothera* häufig, die freien Paare hängen dort oft am Ringe oder aneinander (HÅKANSSON 1926). Fig. 6 c zeigt einen Fall, in dem kein Zweifel darüber bestehen kann, dass es sich um aufgehängte Paare und nicht um Paarung handelt. Hier sind drei Bivalente deutlich verkettet. Fig. 6 d ist also höchst wahrscheinlich in ähnlicher Weise und nicht als Quadrivalent zu deuten, und diese Verkettungserscheinung ist hier nicht selten. Fig. 6 e zeigt zwei durch einen Faden verbundene Bivalente, es hat hier wohl sicher keine Paarung stattgefunden, sondern nur eine zufällige Verklebung. Auch andere Chromosomenvereinigungen kann man in der ersten Metaphase beobachten, die wahrscheinlich nicht als eine abnorme Paarung zu deuten sind, z. B. eine zufällige Umbiegung des Univalents, sodass es ringförmig erscheint, die ich früher beschrieben habe (HÅKANSSON 1930).

In seinem soeben erschienenen Buche hat DARLINGTON die Fälle von aufgehängten Bivalenten (»interlocking») zusammengestellt und

ihre Bedeutung für die Frage nach dem Modus der Chromosomenkonjugation diskutiert (DARLINGTON 1932).

Ausgespaltene Normalpflanze. — Leider habe ich nur eine aus

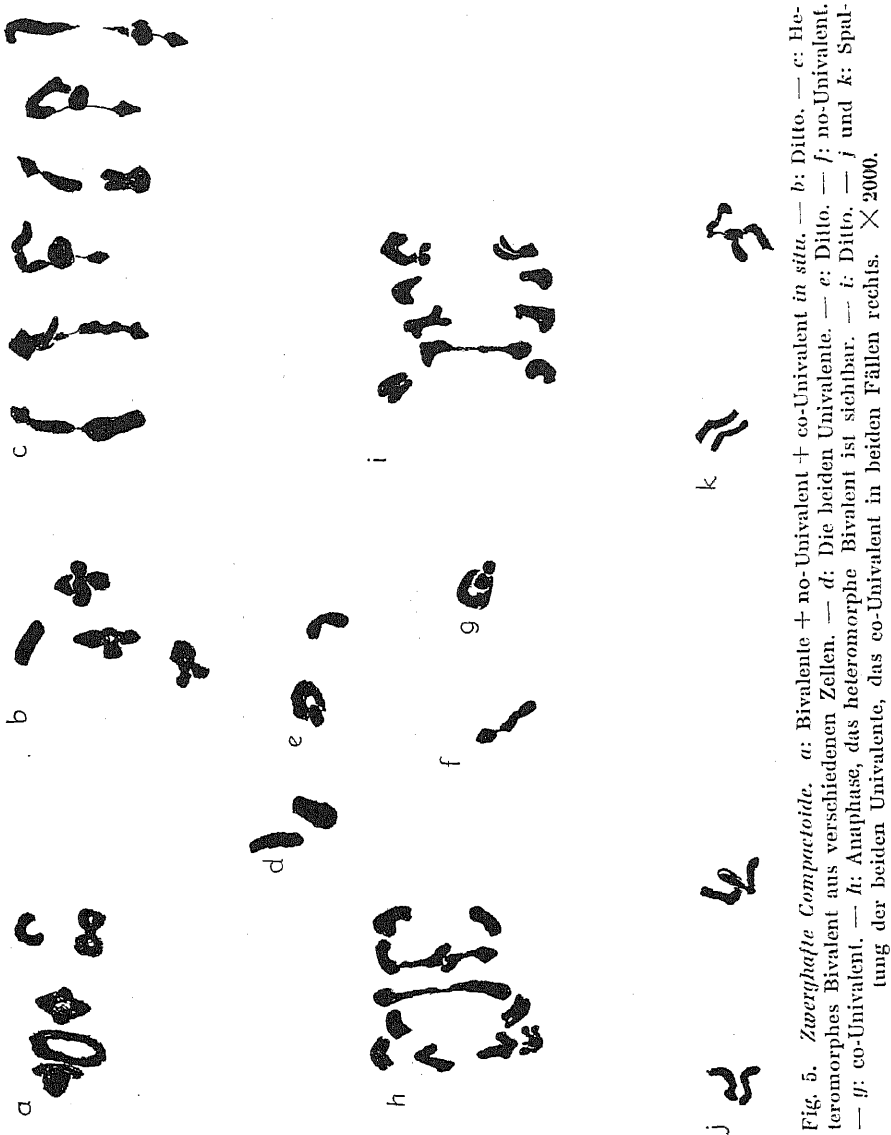


Fig. 5. *Zwerghafte Compactoide.* a: Bivalente + no-Univalent + co-Univalent *in situ*. — b: Ditto. — c: Heteromorphes Bivalent aus verschiedenen Zellen. — d: Die beiden Univalente. — e: Ditto. — f: no-Univalent. — g: co-Univalent. — h: Anaphase, das heteromorphe Bivalent ist sichtbar. — i: Ditto. — j und k: Spaltung der beiden Univalente, das co-Univalent in beiden Fällen rechts. $\times 2000$.

subcompactum hervorgegangene Pflanze vom Normaltypus untersuchen können. Die Zytologie war ganz normal, in der ersten Metaphase befanden sich 21 Bivalente. Univalente waren nicht vorhanden.

EINE ZWERGLINIE.

Die Parzelle 1931—127 enthielt die Nachkommenschaft einer Pflanze, die als Zwerg bezeichnet war. Die wenigen Pflanzen waren von compactoidem Typus, eine Speltoidheterozygote hatte indessen ausgespaltet. Diese Zwerglinie spaltet in Zwerg-Compactoiden und Speltoidheterozygoten. Die Zytologie wich hier von der oben beschriebenen ab, war dagegen wie bei gewöhnlichen *subcompactum*-Pflanzen. Es konnten keine sicheren Unterschiede festgestellt werden.

Das co-Univalent schien mir lange kleiner als bei gewöhnlichem *subcompactum*, aber in dem am besten fixierten Material hatte es

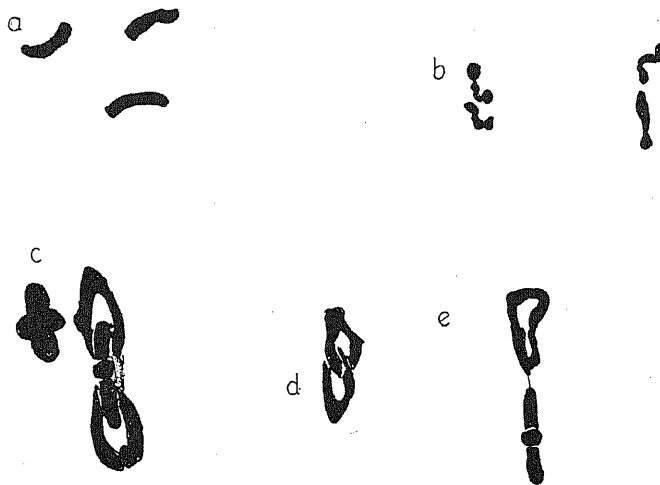


Fig. 6. *Ausgespaltene Speltoidheterozygote*. a: Das Univalent aus drei Zellen. — b: Spaltung des Univalents. — c: Drei Bivalente sind miteinander verkettet. — d und e: Vereinigung von zwei Bivalenten. $\times 2000$.

deutlich ganz dasselbe Aussehen. Bei der Paarung mit dem co-Chromosom (Fig. 5 c; Tafel I, Fig. 3) tritt dieselbe Einschnürung hervor. Sie konnte einmal in einem freien Univalent beobachtet werden (Fig. 5 f). Das co-Univalent sah nicht selten so aus, als ob es sich umgebogen und ein Chiasma innerhalb des Chromosoms gebildet hätte (siehe Tafel I, Fig. 1). Dieses Chiasma scheint sehr oft an ungefähr derselben Stelle ausgebildet zu werden (Fig. 5 a, b, e und g); ein ringförmiges Univalent, also mit terminalem Chiasma wurde nicht beobachtet. Das co-Univalent sieht also auch hier oft wie ein kleines Bivalent aus, aber nicht immer; oft war keine Doppelnatur zu entdecken, doch war es solchenfalls bedeutend dicker als das no-Univalent (Fig. 5 d; Tafel I, Fig. 2).

In der Anaphase gehen vom heteromorphen Bivalent ein Chromosom nach jedem Pol (Fig. 5 *h* und *i*); die erheblichere Grösse des co-Chromosoms tritt dann deutlich hervor. Wenn die beiden Chromosomen ungepaart sind, können sie sich verschieden verhalten. Sie bleiben ungeteilt und gelangen nach demselben oder verschiedenen Polen. Nicht selten verharren sie aber im Äquator der Kernspindel und werden dort längsgespaltet, wobei die Spalthälften nach verschiedenen Polen gelangen. Das co-Univalent wird dann während der Spaltung ausgedehnt und daher länger; es erscheint in der Mitte umgebogen, mit der Umbiegung gewöhnlich der Spindel zugekehrt. Es sieht jetzt wie gewöhnliche Univalente aus. Diese Längsspaltung der Univalente war bei *subcompactum* bedeutend seltener; aber wie später gezeigt werden soll, verhalten sich verschiedene *subcompactum*-Pflanzen in dieser Hinsicht verschieden.

Die ausgespaltene Speltoidheterozygote hatte $20_{II} + 1_I$. Das Univalent schien etwas grösser als bei der entsprechenden Compactoide.

DIE COMPACTOIDEN AUS DEN KULTUREN VON ÅKERMAN.

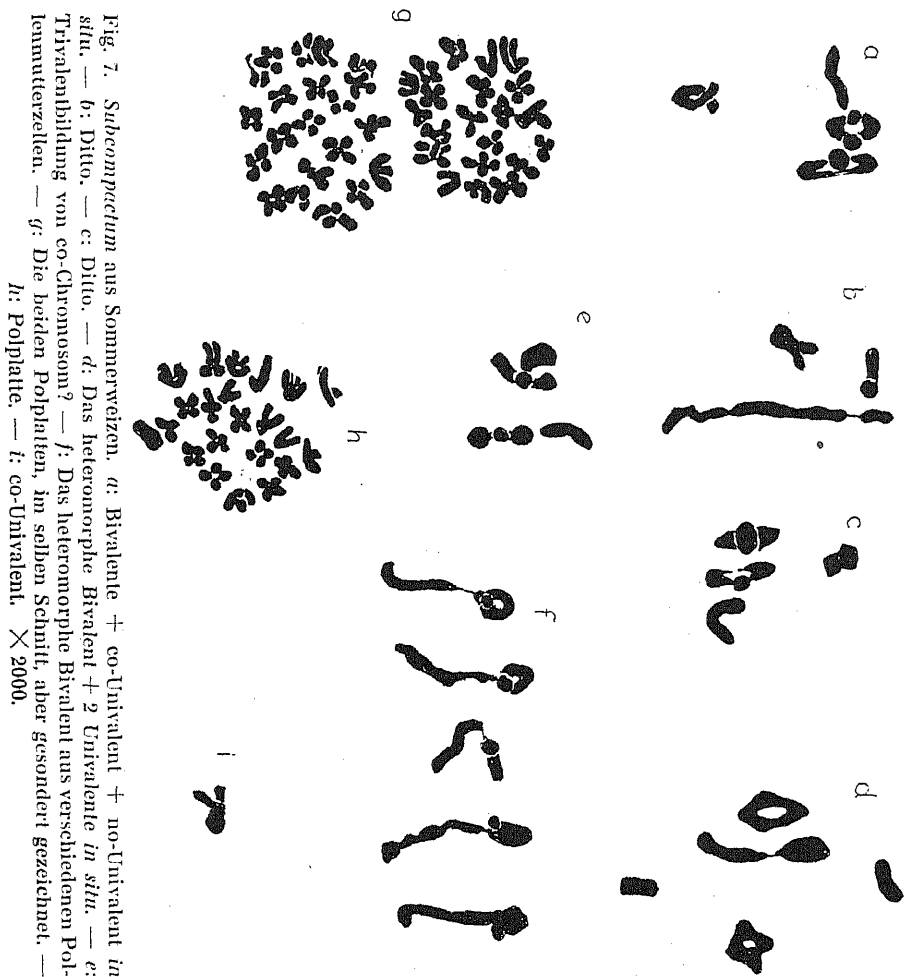
Die Compactoiden von ÅKERMAN waren im Gegensatz zu den früher in dieser Abhandlung beschriebenen aus Sommerweizen erhalten worden. Ich konnte ein ziemlich reiches Material untersuchen, weil die Kulturen im Jahre 1930 gross waren. Bei der Fixierung wurde mir vom damaligen Amanuensis des Institutes für Vererbungsforschung in Svalöf, Herrn Dr. ERIK ÅKERLUND, grosse Hilfe zuteil. Er hat nämlich 1930 die meisten Fixierungen gemacht, die ich von diesem Compactoidmaterial untersuchen konnte. Unter den Compactoiden wurden zwei ganz verschiedene *subcompactum*-Typen gefunden. Die eine enthält das co-Chromosom, das in den Compactoiden von NILSSON-EHLE vorhanden war. Dem anderen Typus fehlt das co-Chromosom, er war aber trisomisch.

NORMALER SUBCOMPACTUM.

Die folgende Beschreibung gründet sich auf der Untersuchung der Reduktionsteilung von acht verschiedenen Pflanzen. Sie trugen die Nummern 1930—425—23 bis 30. Noch zwei Pflanzen hatten ähnliche Zytologie, werden aber wegen gewissen Abweichungen erst weiter unten behandelt.

Wie bei den *subcompactum* von NILSSON-EHLE zeigte die erste

Metaphase oft 21 Bivalente, von denen eines stark heteromorph war, oder auch waren 20 bivalente und zwei stark verschiedene univalente Chromosomen vorhanden. Das co-Chromosom zeigte ungepaart dieselben Formen, die früher beschrieben wurden. Oft ist es kurz und



plump (Fig. 7 c; Tafel I, Fig. 5), oft ist es aber deutlich doppelt und, wie es scheint, mit einem Chiasma, das sich oft an der gleichen Stelle befindet (Fig. 7 a und b; Tafel I, Fig. 4). Das normale Univalent ist von dem in den Compactoiden von NILSSON-EHLE beobachteten etwas verschieden. Es ist hier deutlich grösser (Fig. 7 a—c). Dies sieht man auch wenn es gepaart ist; die subterminale Einschnürung, die oft eine

eckige Chromomere zur Folge hatte, konnte hier nicht beobachtet werden (Fig. 7 *f*). Das co-Univalent scheint dagegen kleiner zu sein. Das no-Univalent ist hier eher grösser als das co-Univalent. In der Anaphase sind die Univalente meist ungeteilt, und sie gehen meist zu verschiedenen Polen. In der Regel zählen die Polplatten 21 Chromosomen (Fig. 7 *g*). Es kommen aber auch 22-chromosomige Platten vor (Fig. 7 *h*). Bisweilen werden die Univalente längsgeteilt.

Das durch Paarung dieser beiden Chromosomen gebildete heteromorphe Bivalent sieht wie bei den früher beschriebenen *subcompactum*-Typen aus (Fig. 7 *f*); dass hier ein anderes Grössenverhältnis zwischen den beiden Chromosomen besteht, bedingt jedoch eine Verschiedenheit. Fig. 7 *d* zeigt eine ausgebliebene Konjugation betreffs eines anderen Chromosomenpaares. Fragmente wurden nur sehr selten beobachtet. Es wurde versucht zu konstatieren, ob das co- oder das no-Chromosom mit einem Bivalent vereint sein kann. Völlig einwandfreie Fälle konnten aber nicht gefunden werden. Der sicherste ist in Fig. 7 *e* abgebildet.

Die subcompactum-Pflanze 1930—426—25 B. — Diese Pflanze gehörte einer anderen Reihe als der soeben behandelten an. Die Chromosomen waren aber hier ähnlich, was aus Fig. 8 *e* hervorgeht.

Diese Pflanze unterschied sich aber erstens darin, dass die beiden Univalente no und co nur sehr selten gepaart waren. Unter den anderen Pflanzen bestanden offenbar Unterschiede betreffs der Häufigkeit der Konjugation, diese Pflanze wich aber in dieser Hinsicht besonders frappant von der Regel ab. In Fig. 8 *f* ist das no-Chromosom an der Bildung eines Trivalents beteiligt, das co-Chromosom ist frei. Wohl im Zusammenhang mit der ausgebliebenen Paarung steht, dass die beiden Univalente sehr oft in der Metaphase längsgeteilt werden, was bei anderen *Compactoiden* seltener beobachtet wird. Die beiden Univalente verharren in der Äquatorialplatte. Fig. 8 *a* zeigt wie die Bivalentchromosomen auseinander weichen, während die Spaltung der Univalente soeben begonnen hat. Fig. 8 *b—d* zeigen die Polwanderung dieser Spaltheilften. Es ist eigentümlich zu beobachten wie das co-Chromosom ganz das Aussehen eines gewöhnlichen *Triticum*-Univalents annimmt, das in der Mitte umgebogen ist und die Spindelanheftung ungefähr median hat.

In einer Blüte wurde beobachtet, dass die Pollenmutterzellen oft paarweise verschmolzen. Es hatten sich Pollenmutterzellen gebildet, die zwei Kerne enthielten, und die übernormale Grösse besaßen (Fig. 8 *g*). Das Vorkommen eines sehr grossen Kerns mit gelapptem Umriss, als ob er durch Verschmelzung von zwei Kernen soeben gebildet worden

wäre, wurde auch beobachtet. Man sollte meinen, hier könnten Pollenkörner mit verdoppelter Chromosomenzahl gebildet werden, was wohl bei *Triticum vulgare* noch nicht konstatiert ist. In der Umgebung der Pollenfächer mit den grossen Zellen hatte aber das Gewebe ein krank-

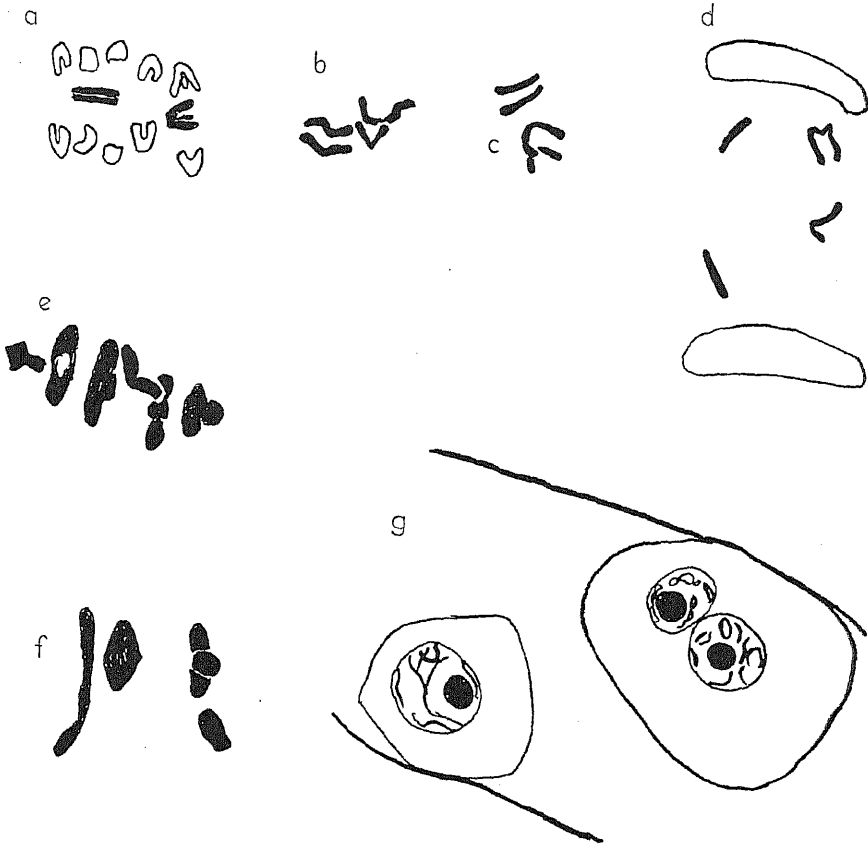


Fig. 8. Die Pflanze 1930—426—25 B. a—d: Stadien der Spaltung der beiden Univalente, das co-Univalent immer rechts. — e: Bivalente + no-Univalent + co-Univalent *in situ*. — f: Bivalente, Trivalent und co-Univalent. — g: Normale und durch Verschmelzung gebildete, 2-kernige Pollenmutterzelle. — $\times 2000$, ausser g.

haftes Aussehen, die Verschmelzungen stellten offenbar eine Degenerationserscheinung dar und Pollenkörner konnten in diesen Fächern wohl nicht gebildet werden. Verschmelzungen von Pollenmutterzellen waren bei der haploiden *Triticum*-Pflanze gewöhnlich (GAINES und AASE 1926).

Die *subcompactum*-Pflanze 1930—426—25 F. — Diese Pflanze war dadurch eigentümlich, dass in den Pollenmutterzellen sehr oft ein Chromosomenfragment beobachtet wurde. Ich habe früher eine *subcompactum*-

tum-Pflanze mit einem Chromosomenfragment gefunden, das sich regelmässig in der ersten Reifeteilung teilte (HÅKANSSON 1930). 426—25—F

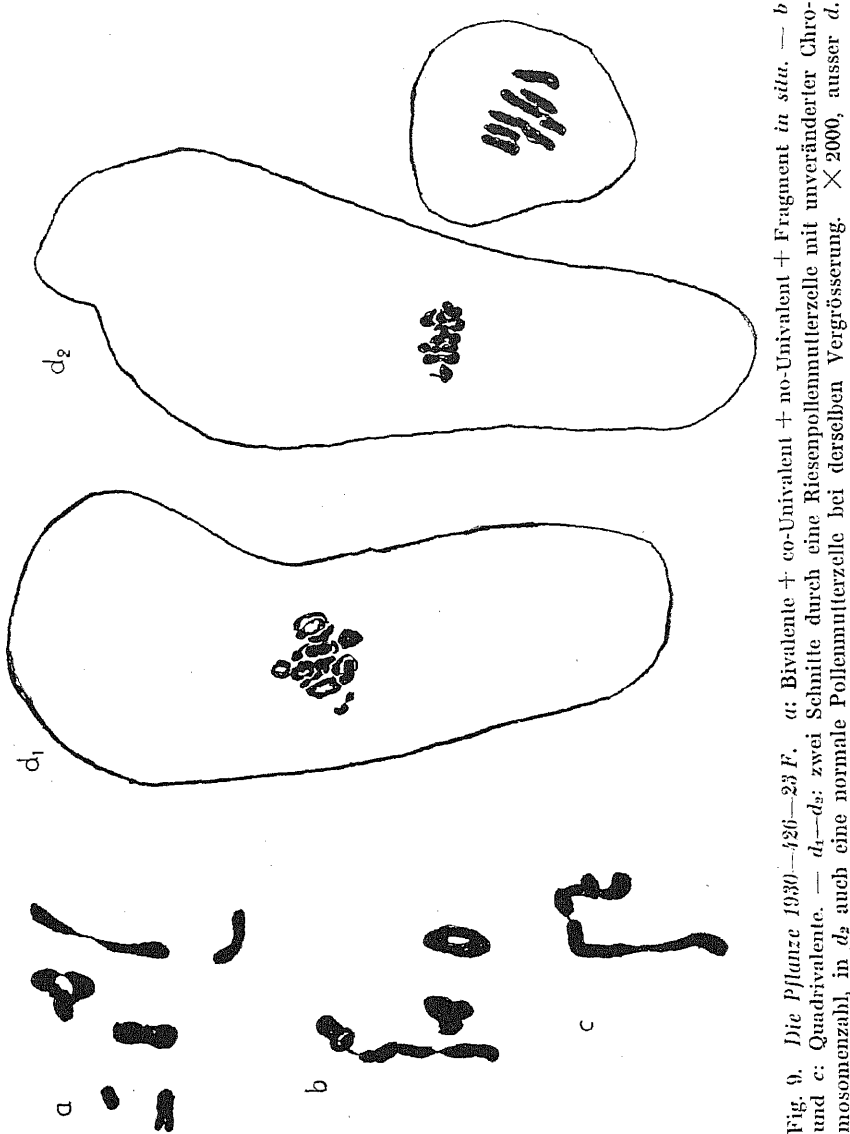


Fig. 9. Die Pflanze 1930—426—25 F. a: Bivalente + co-Univalent + no-Univalent + Fragment *in situ*. — b und c: Quadrivalente. — d₁—d₂: zwei Schnitte durch eine Riesepollenmutterzelle mit unveränderter Chromosomenzahl, in d₂ auch eine normale Pollenmutterzelle bei derselben Vergrößerung. × 2000, ausser d.

ist die einzige Pflanze, die ich seitdem mit Fragmenten beobachtet habe. Unmittelbar nach Auflösung der Membran des Diakinesekerns sind bei *Triticum* oft fragmentähnliche Bildungen zu sehen, die aber meist

Nukleolarreste darstellen. Chromosomenfragmente begegnet man ganz zufällig. Bei 25 F ist dies aber eine häufige Erscheinung. Diese 25 F unterscheidet sich aber von der 1930 beschriebenen teils darin, dass das Chromosomenfragment nicht in allen Pollenmutterzellen vorkommt, teils dass es sich nicht während der Anaphase teilt. Die Grösse des Fragments war dagegen in den beiden Pflanzen ungefähr dieselbe. Ausser dem Fragment kann man oft das co- und no-Univalent beobachten (Fig. 9 a). Bisweilen sieht man aber nur das no-Univalent, nicht selten nur das co-Univalent. Das Vorkommen eines Trivalents in solchen Zellen mit nur einem Univalent konnte nicht festgestellt werden, möglicherweise darauf beruhend, dass die Fixierung nicht gelungen war. Fig. 9 b zeigt, wie es scheint, ein Quadrivalent, in dem die co- und no-Chromosomen teilnehmen, Fig. 9 c ein gewöhnliches Quadrivalent.

Hier wurden bisweilen riesenhafte hypertrophierte Pollenmutterzellen beobachtet. Sie sind sehr langgestreckt, ihr Durchmesser ist nicht viel grösser als der von gewöhnlichen Pollenmutterzellen, sie sind aber mehrmals so lang. Bei anderen Compactoiden habe ich solche Zellen nicht beobachtet, dagegen bei Speltoidtypen. Sie liegen nicht an den Tapetenzellen wie die gewöhnlichen Pollenmutterzellen, sondern im Pollenfachraum, und in der Längsrichtung des Faches. Sie sind immer diploid (Fig. 9 d) und nie habe ich eine Vergrösserung der Zahl oder Masse der Chromosomen gefunden. Man kann also hier aus der Grösse der Zellen nicht auf eine höhere Chromosomenzahl schliessen. Ähnliche langgestreckte Riesenpollenmutterzellen sind bei einer homozygotischen *Avena sativa*-Fatuoide gefunden worden, sie werden als durch Verschmelzung entstanden gedacht und hatten eine erhöhte Chromosomenzahl (NISHIYAMA 1931).

Eine sterile Compactoide. — Die Pflanze 1930—425—31 erwies sich als gänzlich steril. Auch ganz junge Antheren hatten keinen Inhalt, so dass Chromosomenstudien an dieser Pflanze nicht gemacht werden konnten.

Ausgespaltene Speltoidheterozygoten. — Ein paar Pflanzen wurden untersucht. Sie hatten $20_{II} + 1_I$. Das Univalent wurde in der Anaphase längsgespaltet oder ungeteilt nach dem einen Pole transportiert, oder die beiden Spalthälften gingen nach verschiedenen Polen.

1930—426—15. — Drei Pflanzen wurden in der Annahme fixiert sie seien *subcompactum*-Formen. Es zeigte sich aber später, dass es Normalpflanzen mit kurzem Halm waren. Ihre Zytologie zeigte auch keine Abweichungen. Es waren 21_{II} von gewöhnlichem Aussehen vorhanden.

TRISOMISCHER SUBCOMPACTUM.

Zusammen wurden fünf Pflanzen gefunden, die diesem Typus angehören. Eingehender sind sie nicht untersucht. Die meisten untersuchten Pflanzen aus der Nummer 1930—426 waren trisomisch. In



Fig. 10. *Trisomische Compactoide*. a: Die Chromosomen aus einer frühen Metaphase. — b: Quadrivalent + Univalent. — c: Trivalente aus verschiedenen Zellen. — d₁—d₂: Anaphase, die Chromosomen der einen Platte vom Messer verschoben. $\times 2000$.

der Nummer 1930—425, in der statt dessen die meisten Pflanzen dem gewöhnlichen *subcompactum*-Typus angehörten, wurde eine solche Trisomie gefunden, nämlich 32 B.

Diese Pflanzen hätten 43 Chromosomen. Fig. 10 a zeigt die Chromosomen in der ersten Metaphase. Es waren in der Pollenmutterzelle

$20_{II} + 1_{III}$. Die gewöhnlichste Trivalentform ist die in dieser Zelle vorkommende, also die V-Form. Andere Trivalenttypen sind in Fig. 10 c abgebildet. Bisweilen waren, wie ersichtlich, drei Chromosomenenden vereint. Verschiedenheiten zwischen den drei Chromosomen konnten nicht mit Sicherheit beobachtet werden. Einmal wurde eine Pollenmutterzelle mit drei ziemlich ähnlichen Univalenten aber keinem Trivalent beobachtet, wahrscheinlich waren die drei hier unkonjugiert. Es ist offenbar, dass das co-Chromosom in diesen Pflanzen nicht vorkommt. Ein heteromorphes Bivalent wurde auch nicht beobachtet. Fig. 10 b zeigt eine abweichende Paarung: in der Zelle waren ein Quadrivalent und ein Univalent vorhanden.

Es kommt häufig vor, dass das Trivalent in ein Bivalent und ein Univalent zerfallen ist. Ein Univalent kann also oft beobachtet werden. In einer Anthere beobachtete ich 31 Pollenmutterzellen mit einem Univalent, 45 mit einem Trivalent. Eingehendere Zählungen wurden nicht gemacht, das Zahlenverhältnis ist offenbar in verschiedenen Pollenfächern sehr verschieden. In der Anaphase geht das Univalent in der Regel ungeteilt nach dem einen Pol. Die eine Polplatte enthält 22, die andere 21 Chromosomen (Fig. 10 d).

Aus der Nachkommenschaft einer trisomischen *subcompactum* konnte ich einige Pflanzen untersuchen. Eine *subcompactum*-Pflanze war offenbar trisomisch, in einer vermuteten Zwergpflanze war der Inhalt der Antheren degeneriert.

COMPACTOIDEN AUS DEN KULTUREN VON E. NILSSON.

Es sind hier erstens einige Pflanzen untersucht worden, die keine echten Compactoiden darstellen. Sie stehen phänotypisch zwischen *subcompactum* und dem Normaltypus, sind also sehr ausgeprägte Squarehead-Formen. Wie mir Herr Saatzuchtleiter NILSSON mitteilte, stehen sie jedoch Squarehead viel näher als die Mutterlinien, aus denen sie hervorgegangen sind. Genetisch sind sie konstant; sie sind also Normalpflanzen mit gewissen compactoiden äusseren Merkmalen. Die Untersuchungen dieses Materials, das aus Winterweizen stammt, habe ich neulich begonnen, und die Studien sind noch nicht weit vorgeschritten.

Eine dieser Pflanzen hat aus einer Compactoide ausgespaltet (1932—465). Die Reduktionsteilung war hier ganz normal. In der ersten Metaphase waren meist nur Bivalente zu sehen (Fig. 11 b), in den beiden Polplatten konnten $21 + 21$ Chromosomen gezählt werden (Fig. 11 a).

Nur selten waren infolge ausgebliebener Konjugation zwei Univalente zu sehen und sehr zufällig kam Multivalentbildung vor. Eine andere Pflanze hatte aber häufig $19_{II} + 1_{IV}$ in der ersten Metaphase (siehe Fig. 11 c). Diese Pflanze gehörte der konstanten Linie 1932—462 an. Das Vorkommen eines Quadrivalents in den Pollenmutterzellen beobachtet man so oft, das man vermuten könnte, hier sei eine Chromosomenaberrante vorhanden. Aus der Beobachtung von Quadrivalenten in Speltoidhomozygoten haben WINGE und HUSKINS auf das Vorhandensein von vier *B*-Chromosomen geschlossen. Nach einer solchen Deutung könnte 1932—462 vier *C*-Chromosomen haben und homozygotisch sein.

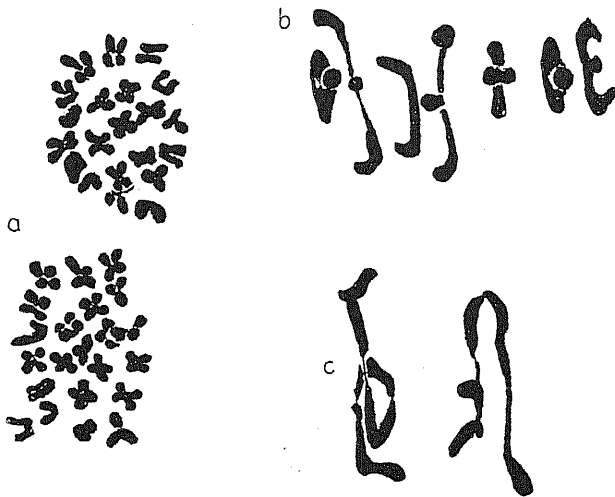


Fig. 11. *a—b: Die Pflanze 1932—465. a: Die beiden Polplatten, aus demselben Schnitt aber gesondert gezeichnet. — b: Bivalente. — c: 1932—462: Quadrivalente. × 2000.*

Ich glaube aber nicht, dass hier die Häufigkeit der Quadrivalente so zu deuten ist. Ich habe nämlich gefunden, dass Quadrivalentbildung, wenn auch meistens nicht in so grosser Häufigkeit, in verschiedenen Typen aus dem Material von Saatzuchtleiter NILSSON vorkommt; möglicherweise beruht dies auf einer früheren Kreuzung, die vielleicht stattgefunden hat, ehe mit der wissenschaftlich-genetischen Untersuchung des Materials begonnen worden ist.

Noch eine andere Pflanze von diesem Typus wurde untersucht (1932—530). Sie war abweichend, indem nur 41 Chromosomen vorhanden waren. Fig. 12 *a* zeigt die beiden Polplatten, in jeder zählt man 20 Chromosomen, ein Univalent wird im Äquator längsgespaltet. In der Metaphase hat man nämlich $20_{II} + 1_{I}$. Bisweilen ist ein deutliches

Quadrivalent zu sehen (Fig. 12 b). Häufig war Nichtkonjugation, so dass mehrere Univalente vorhanden waren. Die Reduktionsteilung war oft recht gestört, Elimination von Chromosomen in der Anaphase und Bildung von Kleinkernen kamen oft vor. Hier ist also ein Chromosom weggefallen, das wenig Einfluss auf das Aussehen der Pflanze hat. HUSKINS hat auch Normalpflanzen mit 41 Chromosomen gefunden (HUSKINS 1928).

Subcompactum. — In den Kulturen sind aber Compactoiden mit komplizierter Spaltung aufgetreten; die Spaltung zeigt Ähnlichkeiten mit der von *subcompactum*. 1932—465 zeigte eine solche Spaltung,

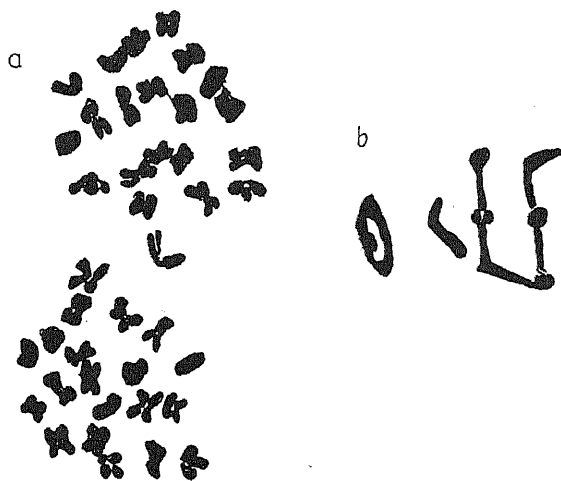


Fig. 12. 1932—530. a: Die Polplatten aus demselben Schnitt, beim Zeichnen verschoben. Das Univalent lag zwischen den Platten. — b: Bivalent + Univalent + Quadrivalent. $\times 2000$.

aber bei dieser waren die Fixierungen der Compactoiden so schlecht ausgefallen, dass ich mich über ihre zytologische Beschaffenheit nicht zu äussern wage. Das co- und no-Univalent schien aber nicht vorhanden zu sein.

Speltoiden. — Es wurden zwei unbegrannte Speltoidpflanzen untersucht. 1932—465 gehörte zur Nachkommenschaft der erwähnten spaltenden Compactoide. Die Pflanze erwies sich zytologisch als eine Heterozygote vom B-Typus, in der Reduktion waren $20_{II} + 1_I$, wie bei den Speltoiden die von den *subcompactum* von NILSSON-EHLE und ÅKERMÄN abgespaltet werden.

1932—533 hatte auch $20_{II} + 1_I$. Die Teilungen waren hier aber sehr unregelmässig. Elimination war in beiden Reifeteilungen gewöhn-

lich, Multivalente wurden bisweilen beobachtet, eine sehr häufige Erscheinung waren aber infolge Nichtkonjugation auftretende überzählige Univalente.

Begrannter Zwerg-compactum. — 1932—534 ist eine eigentümliche Linie. Es ist eine Compactoide von ausgeprägtem Zwergwuchs. Ausserdem ist sie begrannt. Sie ist nach allem zu urteilen konstant. Doch war die Nachkommenschaft nicht gross, die Parzelle enthielt nur zwei Pflanzen von denen Fixierung gemacht wurde. Die zytologischen Verhältnisse sind auch von grossem Interesse. Wir haben nämlich hier

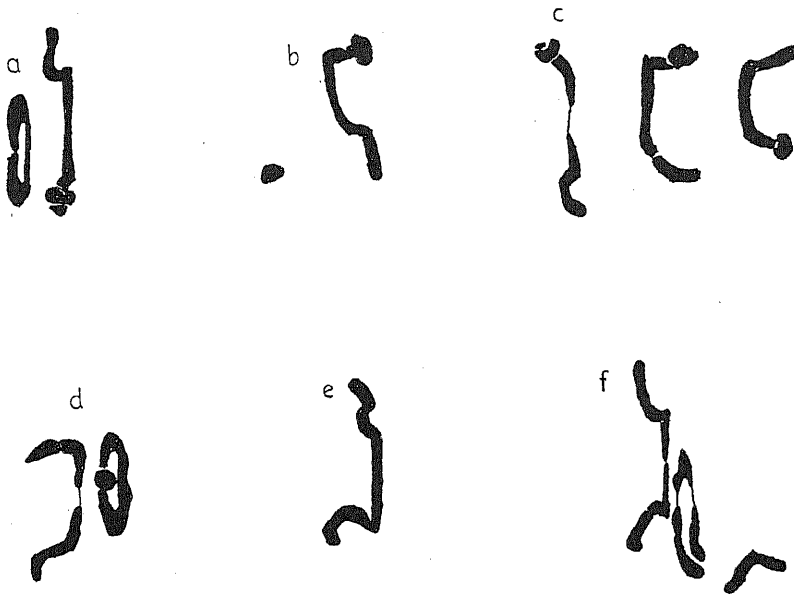


Fig. 13. *Begrannte Zwergcompactoide*. a: Bivalent, das eine Chromosom hat ein terminales Chiasma. — b: Ditto, auch Fragment. — c: Ditto. — d—e: Dasselbe Bivalent aber ohne Endchiasma. — f: Dasselbe + Trivalent + Univalent. $\times 2000$.

offenbar einen Fall von s. g. Duplikation vor uns, wie das Phänomen von den *Drosophila*-Forschern benannt wurde.

Die Chromosomenanzahl dieser Form war unverändert, die erste Anaphase war jedoch etwas unregelmässig, indem die gepaarten Chromosomen nicht gleichzeitig auseinander wichen. In den Polplatten zählt man meist 21 Chromosomen, bisweilen aber 22, infolge ungleicher Verteilung. In der ersten Metaphase wurden nicht selten Univalente beobachtet, in einzelnen Pollenmutterzellen kam ein quadrivalentes oder trivalentes Chromosom vor (Fig. 13 f); einige Male waren kleine Chromosomenfragmente zu sehen (Fig. 13 b).

Ein Bivalent hatte bisweilen ein sehr eigenartiges Aussehen, das ich früher nie beobachtet habe. Die beiden gepaarten Chromosomen wurden nur durch ein einziges terminales Chiasma zusammengehalten, am Ende des einen Chromosoms war eine Verdickung vorhanden (Fig. 13 c; Tafel I, Fig. 8). In günstig fixierten Zellen konnte beobachtet werden, dass ein Chiasma in diesem Chromosom gebildet wurde (Fig. 13 a). Innerhalb des Chromosoms hat eine Selbstpaarung stattgefunden, was in der Weise geschah, dass das äusserste Ende des Chromosoms sich umgebogen hat, und mit dem dahinten liegenden Chromosomstück konjugiert ist. Das Bivalent wird heteromorph, aber nicht auf Grund ungleicher Länge der Chromosomen (ein Grössenunterschied ist wahrscheinlich, aber zu klein um festgestellt werden zu können), sondern infolge des verschiedenen Verhaltens eines der Chromosomen. Dies kann wohl nur darauf beruhen, dass das Endstück des Chromosoms mit dem unmittelbar dahinter liegenden Stück identisch ist, also zweimal im Chromosom vorhanden ist («duplication»). Es ist in der Aszendenz dieser Form ein kleines Stück von dem Ende eines Chromosoms losgelöst, und dieses Fragment hat sich an dem entsprechenden Ende des *homologen* Chromosoms befestigt, wobei das Fragment sich invers befestigte, also mit dem Bruchende nach aussen.

Genetisch konstatiert ist Duplikation seit länger Zeit bei *Drosophila*. Die grösste Ähnlichkeit mit dem hier beschriebenen Fall zeigt die durch Röntgenbehandlung hergestellte s. g. »Thetaduplikation«, die darin besteht, dass ein ganz kleines Stück eines X-Chromosoms an dem rechten Ende eines gewöhnlichen X-Chromosoms befestigt ist. Diese »Theta«-Fliegen werden oft in den Experimenten verwendet. Durch Röntgen hat man grosse Veränderungen der Chromosomen in Wurzelzellen von *Crepis* erzielt (NAVASHIN 1931, LEWITSKY 1931), u. a. wurde beobachtet, dass ein Stück von einem Chromosom zu dem Homologen translokiert war.

Betreffs der hier untersuchten Zwerg-*compactum* gründet sich die Annahme von »duplication« auf den Paarungsverhältnissen in der Reduktionsteilung, nicht auf genetische Untersuchungen oder Beobachtungen über die Längenverhältnisse der Chromosomen. In der Literatur findet sich einiges über ähnliche Fälle (siehe DARLINGTON 1932, S. 139). Die früher erwähnten s. g. sekundären Trisomen von *Datura Stramonium* bilden das schlagendste Beispiel, weil die zytologischen Beobachtungen durch genetische und pollenphysiologische Versuche erhärtet sind; bei *Datura* war das Univalent ringförmig, seine beiden Enden waren gepaart, infolge Wegfall der einen Hälfte des Chromosoms,

die andere Hälfte war dupliziert. Bei *Tradescantia virginiana* und *Aucuba japonica* ist die gleichzeitige Paarung eines Chromosomenendes mit zwei verschiedenen Stellen eines anderen Chromosoms als Duplikation gedeutet worden. Es war vereint sowohl mit dem Ende, wie mit einer interstitiellen Stelle des Chromosoms, so dass das Endstück also auch gegen die Mitte des Chromosoms vorhanden sein sollte. Ein Bivalent wie das hier beschriebene scheint aber früher nicht beobachtet worden zu sein.

Nur in dem einen der beiden gepaarten Chromosomen wurde eine solche Selbstkonjugation wahrgenommen. Es scheint also, als ob der Zwerg-compactum-Typus in bezug auf die Duplizierung heterozygotisch ist. Doch kann es möglicherweise nur ein Zufall sein, dass nicht beide Chromosomen mit Verdickungen beobachtet wurden. Das untersuchte Material ist nämlich nicht gross. Ferner hat in den meisten Pollenmutterzellen das fragliche Bivalent kein extra Chiasma (Fig. 13 d—f). Vielleicht nur in 10 % der Pollenmutterzellen ist die Verdickung vorhanden, zwei Chiasmata sollten also nur in ungefähr 1 % der Zellen zu erwarten sein.

Diese Zwergcompactoide stammt von der früher erwähnten spaltenden Compactoiden, die in ihrer Nachkommenschaft, z. B. 1932 (1932—465), 6 Compactoide (wie der spaltende Typus), 1 Speltoide (hier untersucht, 41-chromosomig), 7 Squarehead (eine Pflanze hier untersucht, normale Reduktion) und 2 begrannte Compactoiden hatte (alle genetische Mitteilungen von Saatzuchtleiter NILSSON). Die Spaltung ähnelt sehr der von *subcompactum*, nur ist der Zwergtypus hier begrannt. Dies ist eigentümlich, weil alle anderen Formen in diesen Kreuzungen unbegrannt sind. Die spaltende Compactoide ist also — wie es sonst Speltoidheterozygoten zu sein pflegen — hier heterozygotisch in bezug auf Begrannung, und die Begrannung scheint, da die Normalpflanzen unbegrannt sind, mit dem Compactoiden-Chromosom gekoppelt zu sein. Nun muss durch weitere Studien untersucht werden, ob in allen begrannnten Zwerg-compactum-Pflanzen die Duplizierung vorkommt. Die untersuchte Pflanze oder Pflanzen bildeten die Nachkommenschaft einer Pflanze, die 1931 ausgespaltet hatte. Dass von allen gesäten Körnern nur zwei Pflanzen erhalten wurden, deutet auf eine starke Elimination und Schwäche des Typus. Dass beide Pflanzen wie die Mutterpflanze aussahen deutet auf Konstanz des Typus.

Es soll versucht werden, die Zytologie des compactoiden Muttertypus wie die des ausgespalteten begrannnten Zwergtypus weiter zu studieren.

ALLGEMEINER TEIL.

In den untersuchten Compactoiden waren zytologische Veränderungen nachweisbar. Nur seltener war die Chromosomenzahl eine andere als die normale. Gewisse eigentümliche Konjugationen der Chromosomen in der ersten Reifeteilung deuten aber darauf hin, dass ein Chromosom in irgend einer Weise verändert ist. Nun ist die Bildung der Compactoiden wohl nicht ganz nach der Theorie von WINGE und HUSKINS erfolgt. Die *subcompactum*-Typen müssten solchenfalls drei C-Chromosomen und ein B-Chromosom haben.

Schon gegen die Auffassung, dass die Speltoidheterozygoten vom A-Typus drei B- und ein C-Chromosom haben, sind Einwände erhoben worden, weil die zytologischen Stützen etwas schwach erschienen. Man sollte dann in der Reduktion oft ein Trivalent und ein Univalent beobachten, eine solche Paarung scheint aber nur selten vorzukommen. In der Regel sind nur Bivalente vorhanden, man müsste also annehmen, dass das C-Chromosom mit einem der B-Chromosomen gepaart ist. Über s. g. Fatuoidheterozygoten von *Avena sativa*, die HUSKINS analog wie die Speltoiden gedeutet hat (HUSKINS 1927), liegen eingehende Untersuchungen auch von NISHIYAMA vor. In der Nachkommenschaft von Heterozygoten vom A-Typus war die Reduktionsteilung bei Normalpflanzen, Heterozygoten und Homozygoten ganz ähnlich. In allen war Multivalentbildung selten (NISHIYAMA 1931). NISHIYAMA zieht daraus den Schluss, diese A-Fatuoiden seien keine Chromosomenaberranten sondern durch Mutation in einem Genenkomplex entstanden, ausserdem gibt es aber auch unter den Fatuoiden Aberranten mit veränderter Chromosomenzahl.

Die Paarungsverhältnisse in den A-Typen machen also die postulierte Chromosomenzusammensetzung unwahrscheinlich, obgleich sie sie nicht völlig ausschliessen. Denn dass Paarung zwischen B- und C-Chromosomen in hexaploiden *Triticum*-Formen ausnahmsweise stattfinden kann, was eine wichtige Voraussetzung der Theorie von WINGE war, dafür sind später einige Beweise gefunden worden. So erschienen in der Kreuzung *T. vulgare* \times *T. turgidum* in der Rückkreuzung des pentaploiden F_1 -Bastardes mit *vulgare* einige Pflanzen, denen die wachsartige Bereifung der Blätter fehlte, die bei den zur Kreuzung verwendeten Typen vorhanden war; ihre Bildung deutet auf die Paarung von zwei *vulgare*-Chromosomen miteinander im F_1 -Bastard (WATKINS und CORY 1931). Zytologisch ist autosyndetische Paarung zwischen Chromosomen des haploiden Satzes von *T. spelta* in seinem Bastard mit

T. aegilopoides nachgewiesen (KIHARA und NISHIYAMA 1930). In diesen Beispielen ist aber Autosyndese eine Ausnahme. Gegen eine häufigere Paarung von *B*- mit *C*-Chromosomen sprechen: 1) in Speltoidheterozygoten vom *B*-Typus kommt eine solche Paarung, nach der ausgebliebenen Trivalentbildung zu urteilen, äusserst selten vor, 2) in den typischen *subcompactum*-Typen sieht man auch keine (oder nur selten) Trivalente.

Die *subcompactum*-Pflanzen aus den Kulturen von NILSSON-EHLE waren durch den Besitz von zwei Chromosomen ausgezeichnet, die in der Reduktion sehr oft ungepaart waren, und solchenfalls zwei stark verschiedene Univalente darstellten, etwas häufiger bildeten sie ein sehr heteromorphes Bivalent. Die Häufigkeit der Paarung wechselt. Das eine Univalent hatte ein eigentümliches Aussehen und wurde co-Chromosom genannt, das andere no-Chromosom. Die meisten *subcompactum* von ÅKERMAN hatten dieselben Chromosomen. Es bestand aber ein Unterschied in bezug auf das no-Chromosom. Es war in den *subcompactum*-Typen von ÅKERMAN bedeutend grösser, sodass es grösser als das co-Univalent erschien, während bei den *subcompactum* von NILSSON-EHLE das umgekehrte der Fall ist. Auch in den entsprechenden Speltoidheterozygoten, die von den Compactoiden abgespalten wurden, ist ein ähnlicher Unterschied betreffs des univalenten Chromosoms vorhanden.

Das Studium des Verhaltens dieser beiden Chromosomen in der Reifeteilung zeigt die Bildung der folgenden Gameten: am häufigsten entstehen $20 + co$ und $20 + no$, weniger häufig $20 + co + no$ und 20 . Dass eine so grosse Variation in bezug auf den Chromosomeninhalt der Gameten besteht, macht die komplizierte Spaltung der compactoiden Typen erklärlich. Es müssen in der Nachkommenschaft verschiedene Chromosomentypen gebildet werden, und einige von ihnen habe ich gefunden. Zweifellos ist die Untersuchung eines grösseren Materials wünschenswert, besonders sollten mehr Zwergtypen studiert werden. Doch scheint kein Zweifel darüber zu bestehen, dass die Spaltung der primären, der s. g. heterozygotischen Compactoiden, auf die Verteilung der no- und co-Chromosomen beruht.

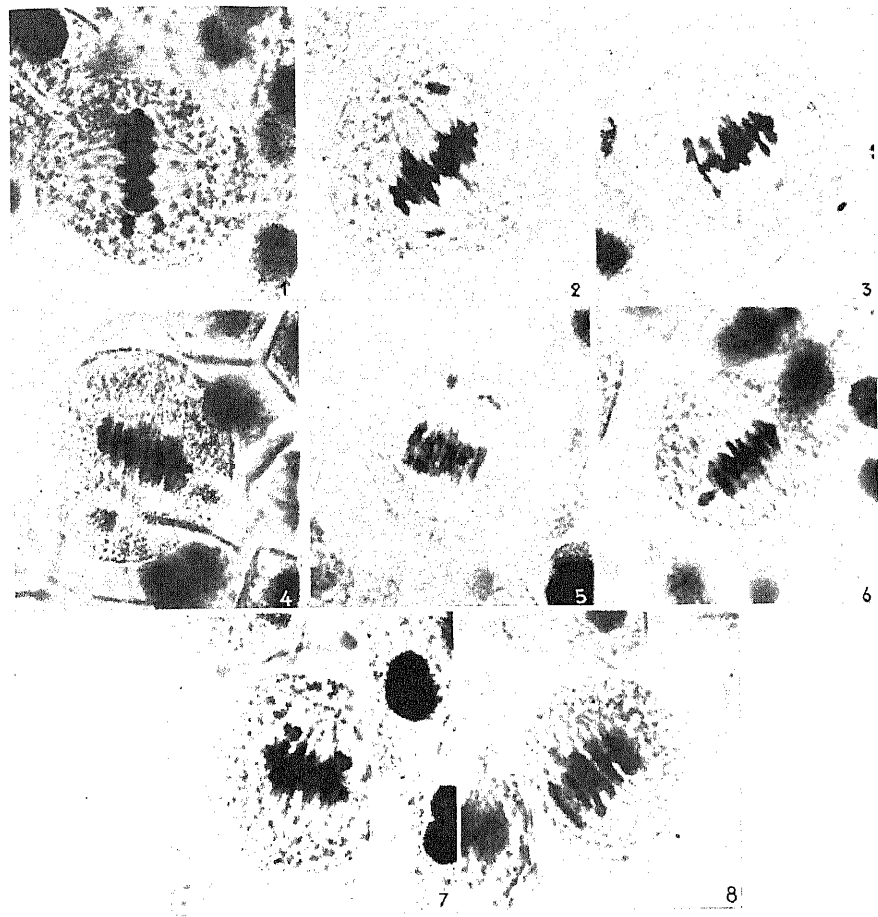
Die ausgespaltenen *subcompactum*-Pflanzen haben $40 + co + no$ Chromosomen und sind durch den Befruchtungsprozess $(20 + co) + (20 + no)$, oder in selteneren Fällen, $(20 + co + no) + 20$ entstanden. Die ausgespaltenen Speltoidheterozygoten waren beidenfalls $40 + no$. Wie erwähnt, war das Univalent wie bei dem entsprechenden *subcompactum*-Typus, sehr viel grösser in dem Material von ÅKERMAN, was

deutlich dafür spricht, dass es ein unverändertes no-Chromosom ist, dass also die Speltoiden hier herausmendeln, nicht z. B. durch Crossing-over gebildet werden. Eine Ausnahme schien die auf S. 171 erwähnte Speltoide zu sein. Wie man die verschiedene Grösse des no-Chromosoms in den beiden Fällen deuten soll, kann nicht entschieden werden. Möglich, wenn auch vielleicht wenig wahrscheinlich, ist, dass das no-Chromosom von NILSSON-EHLE eine Fragmentation erlitten hat. Möglich ist, dass in den beiden Fällen verschiedene Chromosomen univalent sind; dies sollte bedeuten, dass verschiedene Chromosomen denselben Einfluss auf die Prägung des Phänotypus hatten, was nicht unwahrscheinlich ist, haben doch die *Drosophila*-Forschungen gezeigt, dass ein Charakter oft durch verschiedene Genen in verschiedenen Chromosomen in gleicher Richtung beeinflusst wird. Möglich ist schliesslich, dass dasselbe Chromosom univalent ist, dass aber dieses in den Weizensorten verschieden gross ist.

Die ausgespaltenen Normalpflanzen habe ich nur wenig untersucht. Die Beobachtungen stützen die ohnedies selbstverständliche Annahme, dass sie normale Reduktion haben, also $40 + no + no$ sind, und der Befruchtung $(20 + no) + (20 + no)$ ihre Entstehung verdanken. Schliesslich habe ich in den Kulturen von NILSSON-EHLE eine ausgespaltene $40 + co + co$ Pflanze gefunden. Sie entstand durch die Befruchtung $(20 + co) + (20 + co)$ und war ein ausgeprägter compactoider Zwerg.

Ausser diesen wirklich gefundenen Pflanzen könnte man die Ausspaltung anderer erwarten, von diesen dürften einige bei ausgedehnteren zytologischen Untersuchungen gefunden werden, einige Umstände deuten darauf, dass einige von ihnen vital sind. Zuerst soll hervorgehoben werden, dass es wahrscheinlich ist, dass die primären Compactoiden von LINDHARD eine der hier geschilderten ähnliche Zytologie haben. Die Spaltung der Compactoiden von LINDHARD war nämlich der entsprechenden von NILSSON-EHLE und ÅKERMAN sehr ähnlich. WINGE hat die Zytologie einiger Compactoiden von LINDHARD untersucht. Er fand die Chromosomenzahl 42 (also wie bei *subcompactum*), betont aber, dass in der am besten fixierten Pflanze keine Stadien, die die Paarungsverhältnisse in der ersten Metaphase zeigten, im untersuchten Material vorhanden waren. Seine Beobachtungen sprechen also nicht gegen die Annahme einer ähnlichen Zytologie wie bei *subcompactum*.

Folgende Chromosomentypen sollte man in der Nachkommen-schaft von *subcompactum* meist in geringer Anzahl erwarten, sie sind aber noch nicht gefunden worden. 40-chromosomige Pflanzen könnten



in selteneren Fällen durch die Befruchtung $20 + 20$ gebildet werden. Sie sollten schwächliche Speltoidhomozygoten sein. Begrannete, schwache Speltoidhomozygoten sind, wie mir von Dr. ÅKERMÄN brieflich mitgeteilt wurde, in geringem Prozent in Nachkommen seiner *subcompactum* vorhanden und gehören wahrscheinlich diesem Typus an. Es sollten auch Pflanzen mit $40 + co$, durch die Befruchtung $(20 + co) + 20$, gebildet werden. Wie auf Grund der späteren Ausführungen klar werden dürfte, sollten solche Pflanzen phänotypisch vermutlich intermediär zwischen *subcompactum* und Normaltypus sein. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die s. g. Squareheadheterozygoten (Normalheterozygoten) von LINDHARD diesen Typus repräsentieren. Sie sind nämlich intermediär und treten in der Nachkommenschaft der heterozygotischen *compactum*-Typen auf. WINGE hat ihre Reifeteilungen untersucht. Er fand 41 Chromosomen, darunter ein Univalent; wie aus seiner Figur 18 hervorgeht, scheint das Univalent eigentümlich und dem hier beschriebenen co-Univalent ähnlich zu sein. Es ist dick und in einer Abbildung ringförmig wiedergegeben.

Verschiedene Zwergtypen wären nach der Reduktion der co- und no-Chromosomen zu erwarten. LINDHARD hat ja auch Zwerge, die sich genetisch verschieden verhielten, gefunden, wie in der Einleitung erwähnt wurde. Die möglichen Typen wären: $40 + 2 co + no$, durch die Befruchtung $(20 + co + no)$ und $(20 + co)$; weiter die *subcompactum*-ähnliche $40 + 2 no + co$ durch die Befruchtung $(20 + co + no) + (20 + no)$; schliesslich $40 + 2 co + 2 no$ durch $(20 + co + no) + (20 + co + no)$. Alle diese sind vielleicht nicht lebensfähig. Oder auch befanden sich solche Chromosomentypen unter den Compactoidpflanzen mit leeren Antheren.

Es sei auch auf die von LINDHARD beschriebene Chimäre hingewiesen. Auf einer Pflanze, die fünf compactoiden Ähren hatte, war noch eine Ähre von eigentümlichem Aussehen vorhanden. Sie war auf der einen Seite compactoid, auf der anderen Seite hatten die Hüllspelzen gewöhnlichen Speltoidheterozygoten-Charakter (LINDHARD 1922, S. 19). Die letzteren Eigenschaften dürften durch eine somatische Elimination des co-Chromosoms bedingt sein.

An eine genauere Parallelität zwischen beobachteter Verteilung der co- und no-Chromosomen in den Reifeteilungen und der Zahl der verschiedenen Pflanzentypen in der Nachkommenschaft ist nicht zu denken. Einige der gebildeten Zygoten sind ja schwach vital, die Schwäche und Sterilität der Zwerge wird meist betont, und viele solche dürften ausgemerzt werden, ehe sie ihre wahre Natur zeigen können.

Aber ausserdem hat man sicher mit verschiedener Vitalität der Gonen zu rechnen. Dies geht klar aus einer Kreuzung von LINDHARD hervor (l. c. S. 74). Durch Pollination einer Normalpflanze mit einer gewöhnlichen heterozygotischen Compactoide wurden 49 Normalpflanzen und nur 5 Compactoiden erhalten. Es führten also hier zehnmal so viele no- als co-Pollenschläuche eine Befruchtung aus. Dies kann möglicherweise auf Zertation beruhen, oder darauf, dass viele co-Pollenkörner absterben. Die anderen Kreuzungen von LINDHARD lieferten zu kleine Individuenzahlen um die Bildung einer Auffassung über die Frequenz der fungierenden Gameten zu gestatten.

Es ist also offenbar, dass schon die durch eine grobe Beobachtung erkenntlichen Verteilungen von co und no eine grosse Variation veranlassen müssen. Diese dürfte durch einige weitere Erscheinungen wohl noch vermehrt werden. Teils kann ein Crossing-over zwischen co und no stattfinden, es entsteht bisweilen ein Chiasma zwischen den beiden Chromosomen (siehe Fig. 2 a, S. 163). Teils kann eine unregelmässige Verteilung der anderen Chromosomen stattfinden, wurde doch bisweilen beobachtet, dass Konjugation ausgeblieben war, sodass extra Univalente vorhanden waren (ist auch bei Normalpflanzen und zwar ebenso oft beobachtet worden).

Nach den bisherigen zytologischen Beobachtungen spielen aber die letzterwähnten Verhältnisse eine mehr untergeordnete Rolle, indem nur Typen in den Nachkommen von *subcompactum* gefunden wurden, die die co- und no-Chromosomen in verschiedener Verteilung hatten. Insbesondere ist zu bemerken, dass das Univalent in den ausgespalteten Speltoidheterozygoten das no-Chromosom war. Es sah meist wie das Chromosom in den entsprechenden *subcompactum*-Typen aus. Nun kann wohl nicht bezweifelt werden, dass das Univalent in den Speltoiden ein C-Chromosom ist, sie müssen ein C-Chromosom und zwei B-Chromosomen haben, wenn wir (mit WINGE) mit B das Chromosom bezeichnen, das Genen enthält, die das Aussehen der Pflanze in »speltoiden« Richtung zu verschieben suchen, mit C das Chromosom, das die Entwicklung in »compactoide« Richtung zu bewirken versucht. Es folgt daraus, dass auch in *subcompactum*-Typen das no-Univalent ein C-Chromosom ist. Mit Rücksicht auf die Konjugationsverhältnisse der Chromosomen in *subcompactum*-Typen, muss auch das co-Univalent ein C-Chromosom sein, aber ein C-Chromosom das in irgend einer Weise verändert ist. Dies geht sowohl aus seinem eigentümlichen Aussehen wie aus der häufig ausgebliebenen Paarung hervor. Die beiden B-Chromosomen müssen auch in *subcompactum*-Typen vorhanden sein wie in den

Speltoiden. Die Möglichkeit, dass die Speltoiden drei *B*-Chromosomen haben ist ausgeschlossen, weil solchenfalls ein Trivalent in ihrer Reduktion vorkommen müsste.

Das Aussehen des co-Chromosoms während der ersten Metaphase war sehr oft das eines kleinen Bivalents. Es schien, als ob das Univalent umgebogen wäre und ein Chiasma sich zwischen seinen beiden Armen ausgebildet hätte. In der Anaphase nahm das Chromosom das Aussehen eines gewöhnlichen Univalents an, was besonders deutlich hervortritt, wenn es eine Längsteilung durchmachte. Dies stützt die Auffassung, dass die abweichende Form auf einer Art Konjugation beruhe. Sehr oft trat die Doppelnatur des co-Univalents nicht hervor, es sah wie ein plumpes und dickes Univalent aus. Ob solchenfalls die Konjugation ausgeblieben war, und das Chromosom stärker kontrahiert war als das no-Univalent, oder ob es umgebogen war, aber mit aneinander gepressten Armen kann nicht gesagt werden.

Diese Paarung innerhalb des Chromosoms kann nur erklärt werden, wenn eine Verdoppelung von Teilstücken stattgefunden hat. Es scheint, als ob ein Stück des Chromosoms weggefallen sei, ein anderes scheint zweimal und zwar an verschiedenen Seiten der Spindelanheftung vorhanden zu sein. In bezug auf ein Chromosomstück ist also *subcompactum* trisomisch, in bezug auf ein anderes Stück des *C*-Chromosoms wahrscheinlich monosomisch. Das duplizierte Stück enthielt Genen, die den Phänotypus »compactoid« prägen. Das co-Univalent ist also mit dem Extrachromosom in s. g. sekundären Trisomen von *Datura Stramonium* (siehe BELLING 1927) am ehesten vergleichbar.

Vielleicht mutet die Annahme eigentümlich an, dass eine Duplikation innerhalb des *C*-Chromosoms die Entstehung von *subcompactum* veranlasst. *Subcompactum* tritt nämlich meist in der Nachkommenchaft von Speltoidheterozygoten vom *B*-Typus auf, die nur ein *C*-Chromosom haben, weshalb die Möglichkeit einer Duplikation unwahrscheinlich scheinen könnte. Es dürfte aber eine solche nicht ausgeschlossen sein und sei auf eine Möglichkeit ihres Zustandekommens hingewiesen. Es kann sich nämlich so verhalten, dass schon in einem gewöhnlichen *C*-Chromosom normal eine Duplikation vorhanden ist. Die beiden identischen Stücke können dabei sehr kurz sein, und nicht nebeneinander sondern getrennt und auf verschiedenen Seiten der Spindelanheftung liegen. In normalen Typen von *Triticum vulgare*, die zwei *C*-Chromosomen haben, macht sich diese Duplikation nicht störend geltend, wenn sie nämlich kurz ist, weil die Anziehung der grossen Mehrzahl der Partikeln in den beiden Chromosomen eine normale »side

by side» Konjugation herbeiführt — nach der von DARLINGTON aufgestellten und ausführlich begründeten Auffassung über die Chromosomenpaarung (siehe zuletzt DARLINGTON 1932). Anders wenn nur ein einziges C-Chromosom vorhanden ist. Dann kann man bisweilen Paarung zwischen den beiden identischen Stücken im C-Chromosom erwarten, es kann ein Chiasma ausgebildet werden, und ein Crossing-over in den beiden gepaarten Segmenten stattfinden. Die beiden Chromatiden des C-Chromosoms werden durch diesen Austausch verändert. Das Stück proximal von der Duplikation bleibt unverändert, die Stücke distal der Duplikation werden aber ausgetauscht, sodass jedes Chromatid identische Endstücke bekommt. Statt eines gewöhnlichen C-Chromosoms $a_1 \dots a_2$ erhalten wir die beiden Chromatiden $a_1 \dots a_1$ und $a_2 \dots a_2$. Von diesen ist das eine das co-Chromosom (Fig. 14).

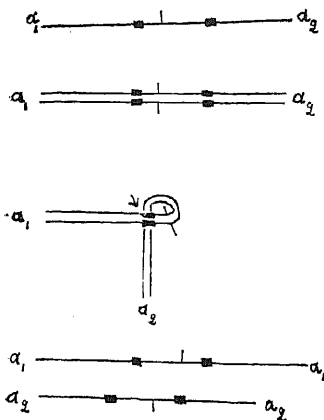


Fig. 14. Schema zeigend, wie in einem univalenten C-Chromosom mit Duplikation auf jeder Seite der Spindelanheftung durch Crossing-over ein co-Chromosom gebildet werden konnte.

matid identische Endstücke bekommt. Statt eines gewöhnlichen C-Chromosoms $a_1 \dots a_2$ erhalten wir die beiden Chromatiden $a_1 \dots a_1$ und $a_2 \dots a_2$. Von diesen ist das eine das co-Chromosom (Fig. 14).

Gegen die soeben angeführte Auffassung, dass *subcompactum*-Typen durch ein Crossing-over innerhalb des univalenten C-Chromosoms bei Speltoidheterozygoten vom B-Typus entstehen könnten, spricht allerdings der Umstand, dass nicht beobachtet worden ist, dass das Univalent in diesen Heterozygoten bisweilen mit einem Chiasma versehen ist. Dies sollte man erwarten, wenn ein Crossing-over stattgefunden hätte. Es kann zwar wie ein Ring aussehen (HÅKANSSON 1930, Fig. 4), die Ringform dürfte aber nur durch Umbiegung zustandekommen. Wenn aber die Duplikation im normalen C-Chromosom ganz kurz ist, hat man erstens zu erwarten, dass das Chiasma sich selten bildet, und zweitens, dass solchenfalls die mechanische Tension in demselben so gross wird, dass es vor der Metaphase zerbrochen wird; vielleicht wird es schon durch die Fixiermittel undeutlich. Im co-Chromosom umfasst die Duplikation aber offenbar ein sehr grosses Stück des Chromosoms. Für das Crossing-over spricht stark der Umstand, dass *subcompactum*-Typen zwar selten aber regelmässig in der Nachkommenschaft gewisser Speltoiden erscheinen.

Eine andere Erklärung des veränderten Aussehens des co-Chromosoms könnte dadurch erhalten werden, dass es ein C-Chromosom sei, das ein Crossing-over mit einem anderen Homologen ausgeführt hat;

es sollte demnach ein gemischtes Chromosom sein. Die beobachteten Paarungsverhältnisse der Chromosomen in *subcompactum*-Typen machen aber diese Auffassung seiner Natur unwahrscheinlich.

Es liegen schon einige Tatsachen vor, die zeigen, dass strukturelle Veränderungen in *Triticum* stattfanden, wodurch die ursprünglichen, haploiden Chromosomen durch Translokation, Austausch zwischen Nichthomologen, Fragmentation o. ä. verändert wurden. In triploiden Weizenbastarden sind Vereinigungen von vier Chromosomen in der ersten Reifeteilung gefunden (KIHARA und NISHIYAMA 1931 betreffs *T. aegilopoides* \times *dicoccum*). Dies deutet auf frühere Translokationsprozesse hin. In einer *subcompactum*-Pflanze fand ich immer ein Fragment (HÅKANSSON 1930). Dann wurde vermutet, dass das Fragment von dem (einzigen) Univalent abgeschieden worden ist, weil es ein paar Mal mit ihm vereint beobachtet wurde. Es sollte also ein fragmentiertes co-Univalent vorliegen. In Speltoiden ist ein heteromorphes Chromosomenpaar beobachtet (HUSKINS 1927, HÅKANSSON 1930 und unpubliziert), das auf Fragmentation oder Translokation deutet.

Ein anderer Fall von Duplikation als bei gewöhnlichem *subcompactum* wurde auf S. 182 beschrieben. Er wurde in einer begrannnten Zwerg-*compactum* gefunden und gab sich als ein kleines Chiasma am Ende eines Chromosoms kund. Dieser eigentümliche Typus stammt aus den Kulturen von E. NILSSON.

In den Kulturen von ÅKERMAN fand ich schliesslich einige *subcompactum*-Pflanzen von einem vom gewöhnlichen abweichenden zytologischen Typus. Sie waren nämlich trisomisch, hatten 43 Chromosomen und in der ersten Metaphase war meist ein Trivalent vorhanden. Dies war wohl aus drei C-Chromosomen gebildet. Diese Pflanzen verdanken also ihre Entstehung der Bildung einer Gamete mit zwei C-Chromosomen. Eine *subcompactum*-Pflanze in den Nachkommen einer trisomischen Pflanze war vom gleichen zytologischen Typus. Das häufige Vorkommen eines Univalents in diesen Pflanzen ist bemerkenswert. Es gelang aber nicht Verschiedenheiten zwischen den drei C-Chromosomen festzustellen. Genauere Untersuchungen können vielleicht solche zu Tage bringen. HUSKINS hat neulich einen Weizenzwerg untersucht («VILMORIN's eversplitting dwarf»), der sich als 43-chromosomig erwies. Die Trivalentchromosomen hatten hier aber verschiedene Grösse (HUSKINS 1931).

Die *subcompactum*-Pflanzen von ÅKERMAN mit co- und no-Chromosomen hatten die Nummer 1930—425 und stammten aus Speltoidheterozygoten, die genetisch von B-Typus waren, zytologisch sind die

Heterozygoten von dieser Reihe 41-chromosomig (HÅKANSSON 1930). Die trisomischen Pflanzen gehörten den Nummern 1930—426 an, wurden aus der Nachkommenschaft von Speltoidheterozygoten erhalten, deren Spaltung Normalpflanzen : Heterozygoten ungefähr 1 : 1 war (nach brieflicher Mitteilung von Dr. ÅKERMAN). Leider waren die Fixierungen von diesen Speltoiden so schlecht, dass ihre Zytologie nicht geklärt werden konnte. Ein Univalent kam aber offenbar nicht vor. Ein 41-chromosomiger Typus war es also nicht. Unter den zytologisch »klaren« *subcompactum*-Pflanzen war eine trisomische in 1930—425, eine »normale« in 1930—426, möglicherweise habe ich aber eine Verwechslung bei der Behandlung des Materials gemacht. Wie in der Einleitung erwähnt wurde, haben auch LINDHARD und NILSSON-EHLE selten *subcompactum* aus Speltoidheterozygoten mit 1 : 1 Spaltung erhalten.

Wenn mit *co* der Teil des C-Chromosoms von *Triticum vulgare* bezeichnet wird, der den *compactum*-Komplex trägt, ist die Formel gewöhnlicher *subcompactum* ungefähr $\frac{AB \overbrace{co\ co}}{ABC}$, wenn von dem unveränderten Teil des C-Chromosoms abgesehen wird. Betreffs *co* ist also diese *subcompactum* trisomisch, eine phänotypische Ähnlichkeit zwischen den beiden *subcompactum*-Typen überrascht nicht.

Ähnlichkeiten mit diesem *subcompactum*-Fall zeigen die s. g. sekundären Trisomen in *Datura Stramonium* (siehe BELLING 1927, BLAKESLEE 1930): das Extra-Chromosom hat hier Duplikation, es ist nämlich oft ringförmig in der ersten Metaphase, die Sekundären treten in den Nachkommen von primären Trisomen mit unverändertem Extra-Chromosom auf, aber selten, häufig sind sie aber die Primären in der Nachkommenschaft von Sekundären. Die Entstehung der Sekundären ist bisher durch die Annahme einer inversen Konjugation der Chromosomen erklärt. Da das Extra-Chromosom der primären Trisomen wohl oft ungepaart ist, mag auf die Möglichkeit hingewiesen werden, dass das »sekundäre« Chromosom infolge Crossing-over innerhalb eines gewöhnlichen Chromosoms gebildet wurde, in der Weise wie oben ausgeführt wurde. Die ziemlich häufige Erscheinung von Sekundären in der Nachkommenschaft der haploiden *Datura*, in der die Chromosomen univalent sind, stützt eine solche Annahme.

Weiter mag auf die Variation aus monosomischer *Nicotiana Tabacum*-Pflanzen hingewiesen werden (siehe CLAUSEN 1931). Sie haben $23_{II} + 1_I$, das Univalent ist in einem Fall als F-Chromosom bezeichnet worden. Aus diesem $23_{II} + F$ sind neue Typen hervorgegangen, in

denen das *F*-Chromosom verändert sein müsste. Ein Typus hatte ein Fragment des *F*-Chromosoms, wie zytologisch gezeigt wurde.

SUMMARY.

In the progeny of *B*-type heterozygous speltoids of *Triticum vulgare* there are a few plants with short stems and dense ears, which are called compactoids. Only seldom have they appeared in the progeny of other speltoids. The genetics of compactoids has been studied by LINDHARD, NILSSON-EHLE and ÅKERMAN. The primary compactoids, which may be called *subcompactum*, are heterozygous, they segregate *subcompactum*, normal type plants, heterozygous speltoid plants, dwarf compactoid plants, and occasionally other types.

The behaviour of the chromosomes in the first meiotic division in the pollen mother cells of compactoids and their progeny was studied. The material came from the cultures of NILSSON-EHLE, ÅKERMAN and E. NILSSON.

In the heterozygous compactoids — *subcompactum* — there were 20 bivalents + 1 co-chromosome + 1 no-chromosome. Co and no were often unconjugated; the no-univalent was of normal appearance, the co-univalent was often like a small bivalent, a chiasma having been formed between the two arms of the chromosome (Plate I, figs. 1 and 4). Often co and no conjugated with one another to a heteromorphic bivalent (Plate I, fig. 3). The degree of pairing varies, in one plant co and no were but very rarely paired.

During the anaphase the co- and no-chromosomes are distributed in such a manner that mostly (20 + co) and (20 + no) gametes are formed, rather frequently also (20 + no + co) and 20 chromosome gametes. In some plants, however, the two univalents split very often.

The segregated speltoids had $20_{II} + 1_I$. The univalent was like the no-univalent in the mother type, the speltoid was then 20 + no. The normal plants had 21_{II} , presumably 20 + no + no. A segregated dwarf compactoid had 20 + co + co (Plate I, fig. 7). The segregation of the *subcompactum* is thus mostly determined by the distribution of the no and co chromosomes.

The no-chromosome must be a *C*-chromosome because the formula of the speltoid must be $\frac{ABC}{AB}$, *B* being in accordance with the schemes of WINGE and HUSKINS a chromosome accentuating speltoid characters, *C* being a chromosome giving a compactoid habitus.

Thus, the co-chromosome in *subcompactum* must be a *C*-chromo-

some presumably with a duplication allowing the formation of a chiasma. In another part of the chromosome there is perhaps a deficiency. The formula of *subcompactum* may be written $\frac{AB \overbrace{co\ co}}{ABC}$, *co* being the duplicated part of the chromosome.

A tentative explanation of the forming of a co-chromosome from the one *C*-chromosome in a *B*-type heterozygous speltoid may be found by assuming that there is already a duplication in the ordinary *C*-chromosome, the identical parts being very short and located on either side of the spindle fiber attachment. The co-chromosome, and thus the *subcompactum* plants, result from a crossing-over between the duplicated segments in the *C*-chromosome (compare fig. 14).

Some *subcompactum* plants in the cultures of ÅKERMAN had a different cytology. They had 43 chromosomes, and a trivalent — presumably of three *C*-chromosomes — was formed. These compactoids had not segregated from *B*-type speltoids but from *C*- (or *A*-) type speltoids.

In the »normal» *subcompactum* type from the cultures of ÅKERMAN the no-chromosome was larger than in the *subcompactum* of NILSSON-EHLE.

A strain of rather dwarfish compactoids from the cultures of NILSSON-EHLE had the same cytology as *subcompactum*. These dwarfs segregate compactoids and *B*-type heterozygous speltoids.

In an awned compactoid plant from the cultures of E. NILSSON one bivalent had not unfrequently a singular appearance. In one of the paired chromosomes there was a chiasma which was terminal (or subterminal), indicating a short duplication (Plate I, fig. 8).

Lund, Botanisches Institut, November 1932.

TAFELERKLÄRUNG.

(Tafel I.)

Metaphase der ersten Reifeteilung.

Fig. 1—3. 1931—127. 1: unten co- und no-Univalent (vergl. Fig. 5 a). — 2: co-oberschhalb, no-Univalent unterhalb der Kernplatte. — 3: co und no zu einem heteromorphen Bivalent gepaart.

4—6: *Subcompactum* von ÅKERMAN. 4: co-Univalent mit Chiasma unterhalb der Kernplatte (vergl. Fig. 7 a). — 5: co-Univalent (links) und no-Univalent. — 6: co-Univalent in der Kernplatte (vergl. Fig. 8 e).

7: *Ausgespaltene Zwergcompactoide*. Zwei co-Univalente sind oberhalb der Kernplatte zu sehen (vergl. Fig. 4 a).

8: *Begrannter Zwerg-compactum*. In einem Bivalent ein Chiasma am Ende des einen Chromosoms (vergl. Fig. 13 a). (O. MATSSON photo.)

ZITIERTE LITERATUR.

1. BELLING, J. 1927. The attachment of chromosomes at the reduction division in flowering plants. — Journ. of Genetics 18.
2. BLAKESLEE, A. F. 1930. Extra chromosomes, a source of variations in the jimson weed. — Smithsonian Report.
3. CLAUSEN, R. E. 1931. Inheritance in *Nicotiana Tabacum*. XI. The fluted assemblage. — Amer. Naturalist 65.
4. DARLINGTON, C. D. 1931. The analysis of chromosome pairing in *Triticum* hybrids. — Cytologia 3.
5. — 1932. Recent advances in cytology. — London.
6. GAINES, E. F. und AASE, H. 1926. A haploid wheat plant. — Amer. Journ. Botany 13.
7. HOLLINGSHEAD, L. 1932. The occurrence of unpaired chromosomes in hybrids between varieties of *Triticum vulgare*. — Cytologia 3.
8. HUSKINS, C. L. 1927. On the genetics and cytology of fatuoid or false wild oats. — Journ. of Genetics 18.
9. — 1928. On the cytology of speltoid wheats in relation to their origin and genetic behaviour. — Journ. of Genetics 20.
10. — 1931. A cytological study of VILMORIN's unfixable dwarf wheat. — Journ. of Genetics 25.
11. HÅKANSSON, A. 1926. Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. — Hereditas VIII.
12. — 1930. Zytologische Beobachtungen an s. g. Speltoidheterozygoten beim Weizen. — Svensk botan. Tidskr. 24.
13. — 1931. Die Chromosomenzahl von Speltoidheterozygoten, die aus s. g. *subcompactum*-Typen beim Weizen hervorgegangen sind. — Botaniska Notiser.
14. KAJANUS, B. 1927. Die Ergebnisse der genetischen Weizenforschung. — Bibliogr. genetica 3.
15. KIHARA, H. und NISHIYAMA, I. 1930. Genomaffinitäten in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. — Cytologia 1.
16. LEWITSKY, G. A. und ARARATIAN, G. A. 1931. Transformations of chromosomes under the influence of X-rays. — Bull. applied bot., gen. and plant breeding 27.
17. LINDHARD, E. 1922. Zur Genetik des Weizens. Eine Untersuchung über die Nachkommenschaft eines im Kolbenweizen aufgetretenen Speltoidmutanten. — Hereditas III.
18. — 1923. Fortgesetzte Untersuchungen über Speltoidmutationen. — Hereditas IV.
19. MÜNTZING, A. 1930. Einige Beobachtungen über die Cytologie der Speltoidmutanten. — Botaniska Notiser.

20. NAVASHIN, M. 1931. A preliminary report on some chromosome alterations by X-rays in *Crepis*. — Amer. Nat. 65.
21. NILSSON-EHLE, H. 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. — Hereditas I.
22. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutanten des Weizens. — Hereditas II.
23. NISHIYAMA, S. 1931. The genetics and cytology of certain cereals. II. Karyogenetic studies of fatuoid oats with special reference to their origin. — Jap. Journ. of Genetics 7.
24. OEHLER, E. 1930. Speltoid- und Fatuoidmutationen. — Der Züchter 2.
25. SAPÉHIN, A. A. 1930. Röntgen-Mutationen beim Weizen (*Triticum vulgare*). — Der Züchter 2.
26. WATKINS, A. E. 1930. The wheat species — a critique. — Journ. of Genetics 23.
27. WATKINS, A. E. und CORY, F. M. 1931. Genetic and cytological studies in wheat. V. — Journ. of Genetics 25.
28. WINGE, Ø. 1924. Zytologische Untersuchungen über Speltoide und andere mutantenähnliche Aberranten beim Weizen. — Hereditas V.

INHALT.

Übersicht	155
Die Compactoiden aus den Kulturen von NILSSON-EHLE	160
Die <i>subcompactum</i> -Spaltung	160
Eine Zwerglinie	170
Die Compactoiden aus den Kulturen von ÅKERMAN	171
Normaler <i>subcompactum</i>	171
Trisomischer <i>subcompactum</i>	177
Compactoiden aus den Kulturen von E. NILSSON	178
Allgemeiner Teil	184
Summary	193
Tafelerklärung	194
Zitierte Literatur	195

ERBLICHKEITSVERSUCHE MIT PISUM, VI—VIII

VON ERNST NILSSON

ESLÖV, SCHWEDEN

VI. NEUE FÄLLE VON SEMISTERILITÄT.

SEIT dem Jahre 1929 sind mehrere Fälle von sog. Semisterilität bei *Pisum* veröffentlicht worden, nämlich in HAMMARLUNDS bekanntem Untersuchungsmaterial über Koppelung bzw. freier Kombination zwischen den Genen *A* und *Gp* (HÅKANSSON 1929, 1931; HAMMARLUND and HÅKANSSON 1930), in Kreuzungen zwischen einer asiatischen Erbsenlinie, »Thibet 7«, und Linien aus Duke of Albany (RICHARDSON 1929, PELLEW and RICHARDSON SANSOME 1931) sowie in der Kreuzung Extra Rapid \times Solo (HÅKANSSON 1931). Ausserdem hat HÅKANSSON (1932) später drei Fälle von Semisterilität veröffentlicht, die in meinem *Pisum*-Material gefunden worden sind. Sie wurden mit N. I, N. II und N. III bezeichnet. Der letztere Fall zeigte eigentümliche zytologische Verhältnisse.

Als Ergänzung zu HÅKANSSONS zytologischen Untersuchungen dieser Fälle (1932) teile ich nun einige Spaltungszahlen für die genannten Fälle sowie ein paar weitere neue Fälle mit. Die Spaltungsuntersuchungen bedürfen indessen einer Erweiterung namentlich mit Hinsicht auf das Verhalten der Semisterilität zu verschiedenen im Material spaltenden Allelpaaen, was aber bisher auf Grund anderer unvermeidlicher Arbeiten nicht hat geschehen können.

Um eine leichtere Identifizierung der bei diesen Untersuchungen verwendeten Linien und anderer von mir früher veröffentlichten zu ermöglichen, wird hier unten zuerst ein Verzeichnis über im folgenden erwähnte Linien und Kreuzungen mitgeteilt.

Kreuzg. I. L. 77 aus Bohnenerbse \times L. 78 aus Automobil.

» II. L. 116 aus American wonder \times L. 34 aus Extra Rapid.

» III. L. 8 aus Witham wonder \times L. 34.

» IV. L. 34 \times L. 11 aus Lincoln.

» V. L. 89 aus English wonder (teilweise ohne Wachsüberzug)
 \times L. 93 aus De Grace (p V).

SEMISTERILITÄT IN KREUZG. I, BOHNENERBSE \times AUTOMOBIL.

Im Jahre 1929 wurde in F_2 dieser Kreuzung ein regelmässig vorkommender Abortus in den Hülsen festgestellt. Individuen mit und ohne solchen Abortus ergaben beim Zählen ein Verhältnis von 171 : 126. Als die Arbeit von WELLENSIEK und KEYSER (1929) über — laut Ansicht der Verfasser — monohybriden Samenabortus gerade damals erschien, gab dies mir Anlass diese gefundene Spaltung als dem Verhältnis 9 : 7 entsprechend zu deuten, d. h. als eine dihybride Spaltung, wo zwei Gene in dominanter Form kooperativ den Abortus verursachten, während diese beiden Gene je für sich in dominanter Form oder beide rezessiv normal gefüllte Hülsen bedingten. Erst im Jahre 1931 wurde entdeckt, dass in diesem Material auch ein Pollenabortus vorkam, wodurch die Erscheinung in ihren richtigen Zusammenhang gebracht werden konnte.

Die Klassifikation in fertile und semisterile Pflanzen ist während der ganzen Zeit auf Grund des Vorkommens von Abortus in den Hülsen und nicht durch Zählen von Pflanzen mit oder ohne Pollenabortus geschehen. Die erste Arbeitsweise ist nämlich teils viel weniger zeitraubend als die letztere und teils kann das Sortieren mit Hinsicht auf den Samenabortus während des Winters erfolgen, wo mehr Zeit zu theoretischen Arbeiten vorhanden ist. Durch einen Vergleich zwischen den als fertil bzw. semisteril klassifizierten Mutterpflanzen *des ganzen Materials* im Jahre 1931 mit den entsprechenden Nachkommen im Jahre 1932 habe ich gefunden, dass 4 fertile Pflanzen unter 53 irrtümlich als semisteril bezeichnet worden sind. Dies bedeutet eine fehlerhafte Klassifikation von 7,5 %, insofern es nicht möglich ist, dass eine semisterile Pflanze konstant fertile Nachkommen geben kann, oder dass eine tatsächlich spaltende Parzelle zufolge kleiner Pflanzenzahl und starkem Überwiegen von fertilen Pflanzen als konstant fertil beurteilt worden ist. Die Nachkommen nach 18 als fertil bezeichneten Pflanzen waren sämtlich konstant fertil. Hier hat demnach keine fehlerhafte Beurteilung stattgefunden. Im ganzen sind also im Jahre 1931, 5,6 % Individuen unter den oben angeführten Voraussetzungen fehlerhaft klassifiziert worden.

Hier folgt eine Zusammenstellung der Spaltung in der Bohnenerbse \times Automobil-Serie (Nachkommen nach semisterilen Pflanzen).

1929.	126	fertile:	171	sterile	= 0,85 : 1,15	pro 2. m_k	= 0,058,	D : m_k	= 2,59
									1 : 1
1931.	105	»	: 113	»	= 0,96 : 1,04	»	»	= 0,068,	» = 0,59
1932.	85	»	: 114	»	= 0,85 : 1,15	»	»	= 0,071,	» = 2,11
Summe:	316	»	: 398	»	= 0,89 : 1,11	»	»	= 0,037	» = 2,97

Die Spaltung kann offenbar als 1 : 1 betrachtet werden, wenn auch die Abweichungen in den Jahren 1929 und 1932 die Grenze des Unzulässigen tangieren. Im Jahre 1931 stimmten die Zahlen dagegen sehr gut mit den theoretischen überein.

In dieser Serie spalteten auch die Gene *Pl* und eines der *Bt*-Gene. Im Jahre 1929, das einzige Jahr in dem auch die Spaltung mit Hinsicht auf diese Gene bestimmt wurde, fand ich untenstehende »dihybride« Spaltungszahlen verglichen mit nach der Methode von KAPPERT (1927) korrigierten Zahlen, die auch in diesem Falle verwendet werden kann, da die theoretische Spaltung 3 : 3 : 1 : 1 beträgt.

	<i>Pl</i>		<i>pl pl</i>	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden:	88	125	38	46
Korrig. Zahlen:	90,4	122,6	35,6	48,4
m _{abs.} :	7,93	8,49	5,59	6,36
Diff.:	2,4			

	<i>Bt</i>		<i>bt bt</i>	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden:	91	128	35	43
Korrig. Zahlen:	92,9	126,1	33,1	44,9
m _{abs.} :	8,06	8,52	5,42	6,17
Diff.:	1,9			

Ein Zusammenhang zwischen der Semisterilität und den Genen *Pl* und *Bt* scheint also nicht vorhanden zu sein.

Dieser Fall von Semisterilität wird von HÄKANSSON (1932) mit N. III bezeichnet und ist durch eine von den übrigen Sterilitätsfällen bei Pisum abweichende Zytologie charakterisiert.

DIE SEMISTERILITÄT BEI SABRE.

Im Herbst 1929, dem gleichen Jahre wo ich den Samenabortus in der behandelten Kreuzung Bohnenerbse × Automobil entdeckte, fand ich in einer Parzelle der Erbsensorte Sabre eine einzelne Pflanze mit deutlichem Samenabortus. Im nächsten Jahre gaben die Nachkommen dieser Pflanze ungefähr gleichviele Pflanzen mit Samenabortus wie ohne (hierüber liegen keine zahlenmässigen Aufzeichnungen vor). Im Jahre 1931 wurde festgestellt, dass auch hier ein Fall von Semisterilität vorlag. Folgende Zahlen wurden erhalten.

1931.....	37	fertile:	26	sterile	= 1,17 : 0,83	pro 2. m_k	= 0,126,	D : m_k	= 1,35
							1:1		
1932.....	54	»	:	58	»	= 0,96 : 1,04	»	»	= 0,42
Summe	91	»	:	84	»	= 1,04 : 0,96	»	»	= 0,53

Die Semisterilität ist in diesem Falle wahrscheinlich spontan entstanden. Die Ursprungspflanze befand sich allerdings in einer Parzelle, die mit der Handelssorte Sabre besät war, aber diese Sorte weicht von anderen Sorten durch die reverse Krümmung der Hülse, d. h. mit konvexer Rückennaht, so bestimmt ab, dass kaum davon die Rede sein kann, dass die semisterile Pflanze, die abgesehen von der Semisterilität mit den übrigen Pflanzen in der Parzelle in allen Hinsichten übereinstimmte, das Resultat einer Kreuzung mit einer anderen Sorte sein könnte. Die Nachkommen der Ursprungspflanze haben auch während den drei Jahren, wo sie kultiviert worden sind, vollkommene Konstanz in den äusseren morphologischen Eigenschaften gezeigt. Bei Kenntnis der zytologischen Verhältnisse ist auch eine spontan entstandene Semisterilität nichts überraschendes.

Der Semisterilitätsfall bei Sabre wird von HÅKANSSON (l. c.) als N. II bezeichnet.

DER SEMISTERILITÄTSFALL N. I (HÅKANSSON 1932).

Im gleichen Herbst wo die oben relatierten Sterilitätsfälle entdeckt wurden, beobachtete Herr Agronom ERIC HELLBO in meinem *Pisum*-Material eine Pflanze mit hochgradigem Samenabortus. Die Pflanze wurde unmittelbar etiketiert und später gesondert geerntet. Leider ging die Etikette mit dem Vermerk über die Kreuzungsparzelle, in der die Pflanze vorkam, verloren, weshalb mir die Eltern der Kreuzung, in der sie entstanden ist, unbekannt sind. Sie entstand indessen in einer Serie mit verschiedenen Kneifelerbsenmutationen aus Zuckererbsenlinien und war heterozygotisch in bezug auf das Gen für Membran in der Hülse und für das Gen A. Ausser der Semisterilität (die auch hier erst 1931 entdeckt wurde) ist nur die Blütenfarbe studiert worden. Für die Sterilität wurden folgende Spaltungszahlen erhalten.

1931.	58	fertile:	111	sterile	= 0,69 : 1,31	pro 2. m_k	= 0,077, D : m_k	= 4,02
							1:1	
1932.	71	»	:	171	»	= 0,59 : 1,41	»	= 6,41
Summe:	129	»	:	282	»	= 0,63 : 1,37	»	= 7,55

Hier ist der Überschuss an semisterilen Pflanzen allzu gross um das gefundene Verhältnis als 1:1 ohne Komplikationen deuten zu können.

Das Verhältnis entspricht hier am nächsten 1 : 2 anstatt 1 : 1. Pro 3 erhalten wir 0,944 : 2,056, $D = 0,056$, $m_k = 0,070$ und $D:m_k = 0,80$. Herr Dozent ARTUR HÅKANSSON hat mich freundlichst auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, dass die Spaltung ursprünglich 1 o-normal : 2 semisteril : 1 x-normal sei (bzgl. Terminologie siehe BRINK and COOPER 1931 u. a.), dass aber die Kombination, die x-normale gibt, letal sei. Als schliessliche Spaltung erhält man demnach 1 o-normal : 2 semisteril, was wie ersichtlich sehr gut mit dem tatsächlich gefundenen Verhältnis übereinstimmt. Diese Theorie gibt überdies eine gute Erklärung für die Tatsache, dass in dieser Serie der Grad des Samenabortus bei einer grossen Anzahl von Pflanzen auffallend hoch gewesen ist, was in keiner der übrigen näher untersuchten Serien hat festgestellt werden können. Dagegen hat kein entsprechend hoher Pollenabortus nachgewiesen werden können. Der Samenabortus sollte laut dieser Theorie auch höher als 50 % sein, nämlich 50 % nicht funktionierende weiblichen Gameten + 25 % eliminierte x-normal-Zygoten der übrigen 50 % funktionsfähigen Gameten, d. h. $50 + 12,5 \% = 62,5 \%$, während nur 50 % der Pollenkörner abortieren sollten. Die Ursprungspflanze dieser Steril-Serie war die einzige, die in diesem Material hat entdeckt werden können. Man kann sich daher vorstellen, dass sie spontan durch eine Vereinigung einer normalen $a_1a_2 b_1b_2$ -Gamete mit einer veränderten $a_1b_2 b_1a_2$ -Gamete entstanden ist (laut der Bezeichnungsweise von HÅKANSSON). Obenstehende Erklärung des grossen Überschusses an semisterilen Pflanzen in diesem Material kann durch Paarkreuzungen *in der fertilen Klasse* verifiziert werden, die, wenn die Erklärung richtig ist, alle eine fertile F_1 -Generation liefern müssen oder, wenn die Sterblichkeit der x-normalen Zygotenklasse nicht vollständig ist, bedeutend mehr fertile als semisterile F_1 -Nachkommen geben sollen.

Wenn auch A (1931) in der Spaltung berücksichtigt wird, werden für die Nachkommen nach heterozygotischen Pflanzen folgende Zahlen erhalten:

	A		aa	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden:	29	54	9	20
Korrig. Zahlen:	28,2	54,8	9,8	19,2
$m_{abs.}$:	4,86	5,29	3,16	3,99
Diff.:	0,8			

Auf Grund dieser Zahlen zu urteilen scheint zwischen Semisterilität und der Spaltung im Allelenpaar Aa kein Zusammenhang vorhanden zu sein.

Auf Grund des dürrftigen Materials, das bisher zur Verfügung steht, kann jedoch mit Hinsicht auf einen Zusammenhang zwischen $A : a$ -Spaltung und Semisterilität kein bestimmter Schluss gezogen werden. Dagegen kann zweifellos als bewiesen erachtet werden, dass die Spaltung in fertile und semisterile nicht der unkomplizierten $1 : 1$ -Spaltung entspricht, da das gesamte Material ziemlich gross ist und der grosse Überschuss an sterilen über fertilen Pflanzen in zwei aufeinander folgenden Jahren festgestellt worden ist.

SEMISTERILITÄT IN KREUZUNGEN MIT EXTRA RAPID.

In Kreuzungen zwischen Extra Rapid und anderen Erbsensorten habe ich häufig Lücken in den Hülsen beobachtet, aber nur drei Kreuzungen sind zu einem weiteren Studium herangezogen worden. Das Material hat bisher geringen Umfang. In untenstehender Übersicht beziehen sich die Zahlen für die Kreuzungen zwischen Extra Rapid einerseits und American wonder und Witham wonder anderseits auf F_2 -Generationen des Jahres 1931, aber für die Kreuzung Extra Rapid \times Lincoln auf eine F_3 -Generation des Jahres 1932.

Kr.	II.	Am. w. \times Ex. R. F_2 . 24	fert. : 38	ster. = 0,77 : 1,23	pro 2 . $m_k = 0,127$, D : $m_k = 1,81$				
					1 : 1				
»	II.	W. w. \times Ex. R. F_2 . 43	» : 47	» = 0,96 : 1,04	» » » = 0,105,	»	= 0,38		
»	III.	Ex. R. \times Linc. F_3 . 36	» : 39	» = 0,96 : 1,04	» » » = 0,115	»	= 0,35		
Summe			103	: 124	» = 0,91 : 1,09	» » » = 0,066	»	= 1,36	

Die Spaltung entspricht sehr gut dem Verhältnis $1 : 1$.

In der Kreuzung W. w. \times Ex. R. wurden auch die Gene *Le* und *Btb* studiert. Es wurde folgende Spaltung mit Hinsicht auf sowohl *Le* wie Semisterilität erhalten. Es sei indessen hervorgehoben, dass die Spaltung in bezug auf *Le* dem Verhältnis $3 : 1$ schlecht entsprach. Ich erhielt nämlich 76 hohe : 14 niedrige Pflanzen. D:m beträgt hierfür 4,11. Der grosse Mangel an *le le*-Pflanzen beruht sicherlich zum grössten Teil auf einem Absterben während der Vegetationsperiode.

	<i>Le</i>		<i>le le</i>	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden:	33	43	10	4
Korrig. Zahlen:	36,3	39,7	6,7	7,3
$m_{abs.}$:	4,66	4,72	2,49	2,59
Diff.:	3,3			

Für die Spaltung in bezug auf Fertilität und das Gen *Btb* wurden folgende Zahlen erhalten.

	<i>Btb</i>		<i>btb btb</i>	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden:	36	31	7	16
Korrig. Zahlen:	32,0	35,0	11,0	12,0
$m_{abs.}$:	4,54	4,62	3,11	3,23
Diff.:	4,0			

In den Kreuzungen Am. w. \times Ex. R. und W. w. \times Ex. R. wurde gleichzeitig die Fertilität und die Spaltung im Allelenpaar *Rr* studiert. Es wurden folgende Zahlen erhalten:

	<i>R</i>		<i>rr</i>	
	fertile	sterile	fertile	sterile
Gefunden: Am. w. \times Ex. R.:	20	29	4	9
Gefunden: W. w. \times Ex. R.:	38	30	5	17
Summe:	58	59	9	26
Korrig. Zahlen:	51,6	65,4	15,4	19,6
$m_{abs.}$:	5,84	6,11	3,72	4,13
Diff.:	6,4			

In den angeführten Kreuzungen kann man kaum Spuren eines Zusammenhanges zwischen der Semisterilität und den Genen *Le*, *Btb* und *R* finden. Hier sowohl wie in bezug auf den Zusammenhang zwischen Semisterilität und dem Gen *A* in der vorhergehenden Semisterilität-Serie warnt jedoch der geringe Umfang des Materials davor, mit Bestimmtheit zu behaupten, dass hier kein Zusammenhang besteht. Namentlich scheint das Verhältnis zwischen Semisterilität und Pflanzenhöhe in diesem Falle einer näheren Untersuchung wert. Eigentümlich erscheint auch der auffällige Mangel an fertilen Pflanzen in der *rr*-Gruppe.

In der Kreuzung W. w. \times Ex. R. zeigten *Btb* und *R* deutliche Koppelung, eine Erscheinung, die übrigens in mehreren Kreuzungen festgestellt worden ist. Hierdurch ist dargetan, dass die von KAPPERT (1925) zuerst veröffentlichte Koppelung zwischen *R* und stumpfer Hülse sich auf das Gen für Stumpfheit der Hülse bezieht, das von RASMUSSEN (1927) mit *Btb* bezeichnet worden ist. Die Konstitution von Witham wonder ist nämlich *Bta btb*. Diese Koppelung ist übrigens Gegenstand weiterer Untersuchung, weshalb diese Erscheinung hier nur nebenbei erwähnt sei.

DIE SEMISTERILITÄT IN KREUZG. V, EINE MUTANTE AUS ENGLISH WONDER \times DE GRACE.

Beim Auskneifeln einer F_1 nach einer Kreuzung zwischen den in der Rubrik genannten Linien fand ich 4 Pflanzen mit deutlichem Sa-

menabortus. Die Samen dieser wurden pflanzenweise ausgesät, während der Rest der F_1 -Ernte vereinigt in einer F_2 -Parzelle ausgesät wurde. Bei einer Pollenuntersuchung im Jahre 1932 zeigte es sich nun, dass auch hier Semisterilität vorhanden war. Durch ein Versehen wurden die vereinigten fertilen F_1 -Pflanzen nicht gezählt. Die 4 semisterilen Pflanzen gaben indessen im Jahre 1932 im ganzen 46 Pflanzen, d. h. 11,5 F_2 -Pflanzen nach jeder F_1 -Pflanze. Fertile F_1 -Pflanzen sollten doppelt so viele F_2 -Pflanzen gegeben haben, weshalb man die Anzahl Nachkommen nach einer fertilen F_1 -Pflanze auf etwa 23 Pflanzen schätzen kann. In der F_2 -Parzelle, die mit der vereinigten Ernte der fertilen Pflanzen besät worden ist, befanden sich im Jahre 1932 339 Pflanzen. Die Anzahl der fertilen F_1 -Pflanzen dürfte demnach etwa 15 betragen haben ($339 : 23$). Ungefähr 50 pollenuntersuchte Pflanzen in der in Rede stehenden Parzelle waren sämtlich ohne Semisterilität, weshalb man annehmen kann, dass diese Parzelle von wirklich fertilen Pflanzen herstammte.

In diesem Falle sind 1930 4—5 Kreuzungen ausgeführt worden, wobei innerhalb der Elternlinien verschiedene Pflanzen verwendet worden sind. Wahrscheinlich ist eine von diesen Elternpflanzen »x-normal« gewesen, während alle übrigen »o-normal« gewesen sind. Es ist daher gar nicht undenkbar, dass hier noch ein Fall von spontan entstandener Semisterilität vorliegt.

Spaltungszahlen für diesen Fall von Semisterilität liegen noch nicht vor. Herr Dozent ARTUR HÅKANSSON hat mir freundlichst mitgeteilt, dass er auch in diesem Material ein Amphibivalent gefunden hat.

Die in dieser Arbeit berührten Untersuchungen sind von sehr präliminärer Art und das zahlenmässige Material sehr spärlich. Es ist indessen von Interesse zu wissen, dass Semisterilität bei *Pisum* eine so häufige Erscheinung ist, wie die gefundenen Fälle dartun. Diese Erscheinung hat natürlich sehr grosse Bedeutung für das Studium der Koppelungsgruppen in dieser Art, und es ist nicht unmöglich, dass ein wiederholtes Studium der bekannten Koppelungsfälle zeigen wird, dass diese Koppelungen zuweilen in Zusammenhang mit den zytologischen Veränderungen stehen, die Parallel- oder Grunderscheinungen für die Semisterilität sind.

Im Sommer 1932 wurde zu weiterem Studium der Semisterilität eine grosse Anzahl Kreuzungen teils zwischen verschiedenen Steril-Serien und teils zwischen den Elternlinien zu den verschiedenen Kreuzungen ausgeführt, die semisterile Nachkommen gegeben haben.

VII. SPALTUNG IN VERSCHIEDENER VARIATIONSWEISE.

Im Jahre 1925 wurden in züchterischer Absicht vier Kreuzungen zwischen den Erbsensorten »Dippes maj« und »Dicksons früheste und beste« ausgeführt. In F_2 nach einer dieser Kreuzungen traten einzelne

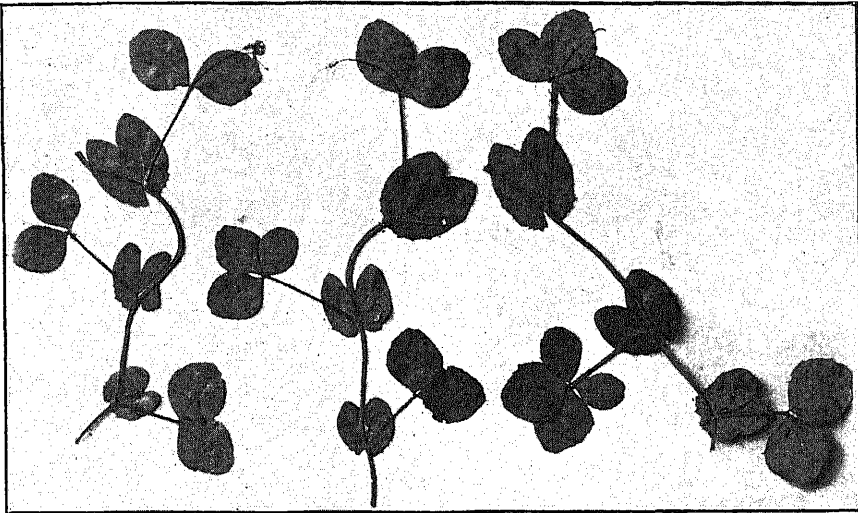


Fig. 1. Dritter—fünfter Zwischenblattknospe von links normaler Pflanze, in der Mitte und rechts von Pflanzen mit polyphyllen Blättern am 4-ten bzw. 4-ten und 5-ten Knospe.

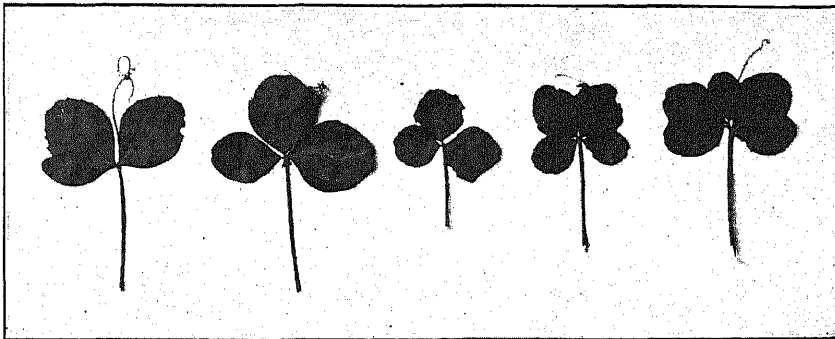


Fig. 2. Verschiedene Grade von Polyphyllie.

sterile Pflanzen auf. Diese Eigenschaft ist dann zum Gegenstand einer Analyse gemacht worden (ERNST NILSSON 1932). Die übrigen drei Kreuzungen gaben ausschliesslich normal fertile Pflanzen, weshalb sie nicht theoretisch bearbeitet wurden. In den genannten Kreuzungen wurde erst in F_4 (1929) noch eine abweichende Eigenschaft entdeckt, die sich

darin zu erkennen gab, dass in der Regel der vierte (zuweilen jedoch der dritte oder der fünfte) Zwischenblattknodus anstatt eines Blattes mit zwei Blättchen, ein solches mit 3—6 Blättchen trug, die von einem Punkt ungefähr wie beim Klee ausgingen (siehe Fig. 1—2). Die 104 F_4 -Parzellen wurden unmittelbar durchgegangen um die Anzahl der typischen und die der abweichenden Pflanzen festzustellen. Die Pflanzen in gewissen F_4 -Parzellen wurden dann gesondert geerntet und die Nachkommen 1930 ausgesät. Ausserdem wurden 1929 und 1930 einige Kreuzungen für das weitere Studium der Eigenschaft ausgeführt.

TABELLE 1. Übersicht über die Spaltung in den F_4 -Familien.

F_3 -Parzelle 1928	Anzahl normale pro 1 Polyphyllie-Individuum																			Anzahl konstant normaler Familien	Gesamt- anzahl der Familien	
	1	2	3	4	5	6	7	8	10	12	14	16	18	20	25	30	35	40	45			
10112	—	1	2	—	1	—	2	—	4	1	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	4	17
10126	—	1	—	—	—	2	1	—	1	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	5	14	
10129	1	—	1	2	2	2	—	—	1	—	1	—	—	—	2	1	—	—	—	5	18	
10130	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3	5	
10131	—	—	—	—	1	1	2	1	3	1	1	1	1	—	1	—	1	1	—	9	24	
Σ	1	2	3	2	4	5	5	1	10	3	3	1	1	2	4	2	1	1	1	—	26	78
10132	2	7	3	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	17	
10133	1	1	2	3	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	9	
Σ	3	8	5	3	6	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	26	

In Tab. 1 sind die Spaltungszahlen in F_4 mitgeteilt. Um Platz zu sparen sind sie in Form einer Variationstabelle geordnet. Aus diesen Zahlen geht mit voller Deutlichkeit hervor, dass man es hier nicht mit einer ungestört monohybriden Spaltung in die Phänotypen zwei — mehrere Blättchen zu tun hat. Ein Umstand, der auch unmittelbar auffällt, ist dass *keine einzige konstante Familie mit erhöhter Anzahl Blättchen* unter den 104 untersuchten auftrat. Auch in F_4 trat keine Gruppe mit ausschliesslich konstant normalen Familien auf (herstammend von homozygot normalen F_2 -Pflanzen), was jedoch nicht überraschend gewesen ist, da die Gesamtzahl der Gruppen (= Nachkommen in F_4 nach F_2 -Pflanzen) nur 7 betragen hat. Wäre eine normal monohybride Spaltung vorgelegen, so sollten wir hier eine Gruppe pro 4 mit ausschliesslich konstant normalen Familien gefunden haben. Die Differenz beträgt also — 1, $m_k = 0,654$ und $D/m_k = 1,53$.

Die Erklärung der Variation, die in diesem Falle am nächsten zur Hand lag, war die, dass die Eigenschaft erhöhte Anzahl Blättchen überhaupt nicht konstant auftreten kann, d. h. dass wir es hier mit einer »umschlagenden Sippe« im Sinne von DE VRIES zu tun hätten. Die anscheinend spaltenden Familien sollten hier teils aus wirklich spaltenden und teils aus nur scheinbar spaltenden, eigentlich nur aus für die rezessive Allele homozygoten Individuen bestehen. In diesen letztgenannten Familien sollte solchenfalls die abweichende Eigenschaft nur bei Individuen auftreten, die von den zur Auslösung der Eigenschaft erforder-

TABELLE 2. Familienverteilung in F_4 .

Nach F_3 - Parzelle	Anzahl Familien			m_K	D/m_K
	Konstant typische	Spaltende	Konstante pro 4		
10112.....	4	13	0,94	0,420	0,14
10126.....	5	9	1,43	0,463	0,93
10129.....	5	13	1,11	0,408	0,27
10130.....	3	2	2,40	0,775	1,81
10131.....	9	15	1,50	0,354	1,41
Summe	26	52	1,00	0,160	0,00
10132.....	0	13	0,00	0,480	2,09
10133.....	0	9	0,00	0,278	1,73
Summe	0	22	0,00	0,369	2,71

lichen Milieufaktoren beeinflusst worden sind, während die phänotypisch normalen Individuen mit der gleichen genotypischen Konstitution ausserhalb der Grenze für diese äussere Beeinflussung zu liegen gekommen sind.

In Tab. 2 sind Berechnungen ausgehend von der oben angeführten Arbeitshypothese ausgeführt worden. Die F_3 -Familien 10112—10131 können wie ersichtlich spaltend gewesen sein und die F_3 -Familien 10132—10133 konstant polyphyll und nur scheinbar spaltend. Die Fehlerberechnungen widersprechen einer derartigen Annahme in keiner Weise.

Es wurde indessen eine Anzahl F_4 -Familien zu weiterem Studium in F_5 ausgewählt, darunter sowohl solche, die in F_4 nur normale Pflanzen enthielten sowie solche, die sowohl normale wie abweichende Pflanzen in verschiedenen Verhältnissen enthielten (siehe Tab. 3).

Beim Anbau von F_5 wurden die Nachkommen von polyphyllen und

normalen Individuen in F_4 gesondert gehalten. In 5 Familiengruppen kamen so viele Familien nach abweichenden Pflanzen vor, dass ein Vergleich zwischen ihren Nachkommen und in gleichen Gruppen studierten Familien nach normalen F_4 -Pflanzen vorgenommen werden kann. Folgendes Resultat wurde erhalten.

F_4 -Fam. 613.	Spaltg. nach polyph. Ind. = 62	pol.: 126	norm. = 33,0 %	pol.
»	» norm. » = 385	» : 534	» = 41,3 %	»
	D = 8,9 %. $m_D = 12,03$			
» 619.	Spaltg. nach polyph. Ind. = 276	» : 324	» = 46,0 %	»
»	» norm. » = 322	» : 590	» = 35,3 %	»
	D = 10,7 %. $m_D = 4,83$			
» 684.	Spaltg. nach polyph. Ind. = 515	» : 273	» = 65,4 %	»
»	» norm. » = 321	» : 231	» = 58,1 %	»
	D = 7,3 %. $m_D = 5,26$			
» 686.	Spaltg. nach polyph. Ind. = 271	» : 247	» = 52,3 %	»
»	» norm. » = 650	» : 670	» = 49,2 %	»
	D = 3,1 %. $m_D = 5,08$			
» 693.	Spaltg. nach polyph. Ind. = 371	» : 222	» = 62,6 %	»
»	» norm. » = 267	» : 242	» = 52,5 %	»
	D = 10,1 %. $m_D = 6,30$			

Die Spaltung ist also nach polyphyllen bzw. normalen Individuen in keinem Falle sicher verschieden gewesen. Der Charakter der Polyphyllie als einer nur durch den Einfluss gewisser Konstellationen der Milieufaktoren auslösbaren Eigenschaft kann demnach als erwiesen betrachtet werden.

In Übereinstimmung mit der oben angeführten Arbeitshypothese erwartete ich, dass die konstant typischen Familien nur konstant typische F_5 -Familien geben sollten und die von den F_3 -Familien 10132—10133 herstammenden F_4 -Familien nur »spaltende» F_5 -Familien. Die übrigen in F_4 spaltenden Familien sollten in F_5 Familiengruppen geben, die teils aus konstant typischen nebst spaltenden Familien beständen und teils nur aus »spaltenden» Familien. Diese Arbeitshypothese erwies sich indessen als ganz fehlerhaft trotz der sehr guten Übereinstimmung zwischen den Tatsachen und Erwartungen in F_4 . Die erhaltenen Resultate sind in Tab. 3 und 4 zusammengestellt.

Die F_4 -Familien, die 1929 aus ausschliesslich typischen Individuen bestanden, haben in F_5 Familiengruppen mit einer relativ gleich grossen Anzahl spaltender Familien wie in den F_3 -Gruppen gebildet, die von in F_4 in der gleichen F_4 -Gruppe spaltenden Familien herkommen. Die Anzahl konstant typischer Familien ist 1930 durchweg viel geringer als 1929, was auf verschiedenen Milieuverhältnissen beruhen muss und ist

leicht erklärlich, wenn man bedenkt, dass das ganze Material 1929 zeitig im Frühjahr gesät wurde, während dies 1930 erst im Spätsommer erfolgte, da dieses Jahr nur beabsichtigt war so weit entwickelte Pflanz-

TABELLE 3. Familienverteilung in F_5 .

F_5 -Familie	F_4 -Familie	Spaltung in F_4		Anzahl Familien in F_5		Spaltungs- typus der Gruppe
		typische	abweichende	konstant typische	spaltende	
10112	616	19	0	1	16	B
	621	24	5	0	16	B
	613	17	6	1	24	C ¹
	619	15	14	0	23	C
10126	624	18	0	1	10	B
	631	12	2	1	11	B
10129	642	24	1	0	18	C
	638	21	4	0	18	C
	651	11	4	1	15	C ¹
10130	655	20	0	0	13	B
10131	676	48	0	1	19	B
	677	45	0	3	28	B
	672	19	0	1	11	B
	660	33	2	2	17	B
	666	39	4	0	37	C
10132	691	12	5	0	8	A
	693	16	10	0	22	A
	686	18	12	0	30	A
	688	15	11	0	6	A
	684	8	51	0	34	A
10133	697	15	4	1	10	C
	700	10	4	1	9	C
	705	10	10	0	20	A

zen zu erhalten, dass ein paar Internodien ober dem vierten Nodus ausgebildet werden. Ausserdem erfolgte der Anbau während den beiden Jahren an zwei in bezug auf Lage, Klima und Boden sehr verschiedenen Plätzen.

¹ Hier hat die Anzahl F_5 -Familien die Anzahl gezählter F_4 -Pflanzen mit 2 bzw. 1 überstiegen, was offenbar auf fehlerhaften Vermerk oder fehlerhafter Zählung in F_4 beruht.

Es ist offenbar, dass die 1929 phänotypisch konstant normalen Familien nicht nur aus homozygotisch typischen Individuen bestanden. Die von der F_3 -Familie 10132/28 herstammende Familiengruppe, die 1929 13 ausschliesslich spaltende Familien mit einer relativ grossen Anzahl von polyphyllen Individuen gab, zeigte 1930 die gleichen Charakteristika. Die fünf F_4 -Familien aus dieser Gruppe, die in F_3 untersucht worden sind, gaben nämlich Familiengruppen, die ausschliesslich aus spaltenden Familien mit wenigen normalen Pflanzen bestanden. Die F_2 -Pflanze, der diese Gruppe die Entstehung verdankt, ist demnach mit Hinsicht auf die genotypische Konstitution homozygotisch gewesen, die zu wenigen normalen und vielen abweichenden Individuen in den Nachkommen führt.

Stellt man eine Variationstabelle über die 429 untersuchten F_3 -Familien mit dem Verhältnis Anzahl normale : abweichende Individuen in den Familien als Variationsmass auf, erhält man das in Tab. 4 mitgeteilte Resultat. Die 23 Familiengruppen nach verschiedenen F_4 -Familien lassen sich ungesucht in drei »Spaltungstypen» aufteilen:

1. Ein Typus mit nur spaltenden Familien, alle mit relativ vielen abnormen Individuen (= hochfrequente Familien). Typus A in Tab. 3 und 4.

2. Ein Typus häufig mit einzelnen konstant typischen Familien und spaltenden Familien, von welchen sich die meisten um eine kleine relative Anzahl abnormer Individuen gruppieren (= niedrigfrequente Familien). Typus B in Tab. 3 und 4.

3. Ein Typus, der zuweilen einzelne konstant normale Familien enthält, hauptsächlich hochfrequente Familien, aber auch eine grosse Anzahl niedrigfrequenter Familien. Typus C in Tab. 3 und 4.

In dieser Spaltungsserie handelt es sich demnach offenbar nicht um eine Spaltung in normale und polyphyllle Individuen sondern um eine Spaltung in verschiedene Variationsmodi. Meine ursprüngliche Arbeitshypothese ging davon aus, dass die Spaltungskomponenten normale Biotypen : eine »Zwischenrasse« seien. In der Tat hat sich herausgestellt, dass hier, wenn man so will, eine Spaltung in verschiedene »Zwischenrassen« erfolgt. So habe ich keine konstant polyphyllen Familien erhalten können und auch keine wirklich konstant normalen Familien trotzdem die Anzahl untersuchter Familien gross gewesen ist (104 Fam. 1929 und 429 Fam. 1930); aber wohl wurden konstant hochfrequente Familien erhalten. Ob das Material eine konstant niedrigfrequente Gruppe enthält ist unsicherer. Vielleicht können die Nachkommen nach der F_3 -Familie 10126 als eine solche betrachtet

TABELLE 4. Verteilung der Familien auf verschiedene Frequenzklassen in F_5 .

Nach F_4 -Familie	Anzahl normaler pro 1 Polyphyllie-Individuum																Anzahl konstant normale Familien	Summe Anzahl Familien	Spaltung der Mutterfamilie				
	1	2	3	4	5	6	7	8	10	12	14	16	18	20	25	30			35	40	45	typische	polyphyllie
684	22	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	51	
686	15	10	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18	12	
688	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	11	
691	5	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	5	
693	14	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16	10	
705	1	8	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	10	
ΣA	61	35	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
616	—	—	1	2	1	1	—	4	2	—	—	1	1	1	—	1	1	—	—	0	19	0	
621	—	—	1	—	—	1	1	2	3	1	2	1	—	—	1	—	—	—	—	0	24	5	
624	—	—	—	—	—	1	—	1	1	3	—	—	—	—	1	2	1	—	—	14	18	0	
631	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	10	12	2	
635	—	—	1	2	1	3	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	0	20	0	
660	—	1	2	2	4	2	1	1	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	11	33	2	
672	—	—	—	—	3	—	2	1	2	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	17	19	0	
676	—	—	2	2	1	3	1	1	1	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	11	48	0	
677	—	—	—	—	—	—	1	3	—	7	2	1	4	2	1	3	1	1	—	2	29	45	0
ΣB	—	1	6	9	8	15	11	11	21	7	9	7	4	2	4	7	3	2	1	5	134	—	—
613	9	5	6	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	17	5	
619	5	11	3	2	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	23	14	
638	—	—	5	1	—	1	2	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	0	23	4	
642 ¹	—	—	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	0	12	1	
651	1	2	2	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	11	4	
666	1	5	11	5	3	2	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	10	4	
697	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	32	4	
700	—	—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	0	5	4	
ΣC	17	23	29	18	7	5	3	3	5	3	1	—	2	1	3	—	—	—	—	2	122	—	—

¹ Diese Familiengruppe ist hier aufgenommen worden, da 3 hochfrequente Familien mit einer Individuenanzahl unter 20 gefunden worden sind.

werden, aber sie enthielten 1930 nur zwei Familiengruppen, die indessen beide niedrigfrequent waren. Die Auswahl von F_4 -Familien zu weiterer Untersuchung sollte in anderer Weise geschehen sein, um zu einer besseren Beleuchtung des Resultates zu gelangen. Die Wahl des Anbaumaterials erfolgte indessen auf Grund der früher referierten Arbeitshypothese, zu der mich die Zahlen des Jahres 1929 verleiteten.

Eine sichere Bestimmung der Anzahl in dieser Serie spaltenden Genen ist natürlich auf Grund des vorliegenden Materials unmöglich. Hierfür würde übrigens ein sehr umfangreiches und viel Arbeit erforderndes Material notwendig sein.

Wie in der Einleitung erwähnt worden ist, wurden 1929 und 1930 einige Kreuzungen ausgeführt, die weiteres Licht in die Vererbung der Polyphyllie bringen sollten. Zu den 1929 ausgeführten Kreuzungen wurden verschiedene polyphyllle Pflanzen aus einer hochfrequenten Familie, die sich später als konstant hochfrequent erwiesen hat, als Mutterpflanzen verwendet und eine Linie 44 (aus Express) als Vater. In Linie 44 habe ich bisher keine Pflanze mit Polyphyllie entdeckt (1932 300 kontrollierte Pflanzen). Diese Kreuzungen werden hier mit II—VII bezeichnet (die früher behandelte Kreuzung mit I). Im Jahre 1930 wurde eine Serie von Kreuzungen zwischen F_1 nach Kreuzg. II—VII und polyphyllen Individuen aus der oben genannten hochfrequenten Linie sowie reziprok ausgeführt. Diese Rückkreuzungen waren folgende:

- VIII. Polyphylliepflanzen aus der Hochfrequenzlinie $\times F_1$ nach Kreuzg. II.
- IX. Polyphylliepflanzen aus der Hochfrequenzlinie $\times F_1$ nach Kreuzg. III.
- X. Reziprok zu IX.
- XI. Polyphylliepflanzen wie oben $\times F_1$ nach Kreuzg. IV.
- XII. Reziprok zu XI.
- XIII. Polyphylliepflanzen wie oben $\times F_1$ nach Kreuzg. V.
- XIV. Reziprok zu XIII.
- XV. F_1 nach Kreuzg. VI \times Polyphylliepflanzen wie oben.

F_1 nach den Kreuzungen II—VII bestand aus zusammen 21 normalen und 1 polyphyllen Pflanze. Die Spaltungen in F_2 nach Kreuzg. II—VII und F_1 nach den Rückkreuzungen VIII—XV sind in Tabelle 5 wiedergegeben.

Im Jahr 1932 wurde F_3 nach den Kreuzg. II—VII und F_2 nach den Rückkreuzungen angebaut. Die Verhältnisse normale : polyphyllle In-

dividuen in den verschiedenen F_3 - bzw. F_2 -Familien sowie einige Familien aus der hochfrequenten Linie variierten wie in Tab. 6 mitgeteilt.

Wie ersichtlich geben diese Resultate keine sicheren Anhaltspunkte für eine Bestimmung der Anzahl Genen, die an der Spaltung beteiligt sind. Dagegen bestätigen sie des weiteren den bereits auf Grund der

TABELLE 5. F_2 nach Kreuzung II—VII und F_1 nach Kreuzung VIII—XV.

Kreuzung Nr.	Anzahl		Anzahl normale pro 1 polyphylls Individuum
	normale	polyphylls	
II.....	270	42	6,3
III	134	34	3,9
IV	126	13	9,7
V.....	246	44	5,6
VI	258	30	8,6
VII	180	30	6,0
Σ II—VII F_2	1214	193	6,3
VIII	38	41	0,9
IX	24	23	1,0
X.....	9	7	1,3
XI	31	17	1,8
XII	14	2	7,0
XIII	30	10	3,0
XIV	7	5	1,4
XV	9	3	3,0
Σ VIII—XV F_1	162	108	1,5

Ergebnisse in Kreuzg. I sicheren Schlusssatz, dass es sich hier um eine Spaltung in verschiedene Variationsweise handelt, d. h. um verschieden hohe Frequenz von Polyphyllie, und nicht um eine Spaltung in die Phänotypen polyphylls : normale Individuen.

Dies wird des weiteren durch einige Beobachtungen bestätigt, die ich im Jahre 1931 machen konnte. In einem Versuch mit einigen Erbsensorten wurde damals nämlich entdeckt, dass sämtliche Sorten einzelne Individuen mit Polyphyllie hatten — immer an der bestimmten Stelle der Pflanze, die in der Einleitung erwähnt worden ist — aber die Frequenz war in hohem Grade verschieden, wie aus der folgenden Übersicht hervorgeht.

auch für beweisbar isogenes Material. Die früher oft erwähnte hochfrequente Linie hat z. B. während verschiedenen Jahren folgende Resultate gegeben.

1930.	37	norm. :	42	polyph. =	Verhältnis	0,9
1931.	17	» :	164	» =	»	0,1
1932.	403	» :	459	» =	»	0,9

Die unter dem Namen Concordia 1931 gebaute Probe zeigte während den Jahren 1931 und 1932 folgende Frequenzen (1932 Aussaat vom Versuch 1931).

1931.	1481	norm. :	818	polyph. =	Verhältnis	1,8
1932.	149	» :	7	» =	»	21,3

Eine von Svalöf erhaltene Probe von Concordia gab 1932 1594 norm. : 8 polyph. = 199,3. Es ist daher wahrscheinlich, dass die 1931 zuerst gebaute Probe keine echte Concordia gewesen ist. Abgesehen hiervon verbleibt jedoch die Tatsache, dass die Polyphyllieeigenschaft stark von den Milieuverhältnissen beeinflusst wird. Diese Erscheinung erschwert natürlich in hohem Grade eine wirkliche Genenanalyse hinsichtlich dieser Eigenschaft, und macht auch die Verwendung der Eigenschaft in der Sortenkontrolle unsicher.

Die hier erwähnten Spaltungen erinnern sehr stark an die von NILSSON-LEISSNER (1925) für gewisse Ährenmonstrositäten bei Weizen nachgewiesenen. Besonders auffallend ist die Ähnlichkeit zwischen den Frequenzkurven für die Ährenverdoppelung im Material von NILSSON-LEISSNER und der Polyphyllie in meinem. Grosse Ähnlichkeiten bestehen auch in bezug auf das Schossen bei Hackfrüchten, obgleich es bei den fremdbestäubenden Pflanzen natürlich viel schwieriger ist Klarheit zu gewinnen. Die vielen bekannten Fälle von »umschlagenden Sippen« sind nicht immer genügend untersucht, um die Wirkung eines oder mehrerer Gene konstatieren zu können. Häufig werden ähnliche mehr oder weniger unregelmässig auftretende Monstrositäten als Modifikationen abgefertigt. Es ist indessen in den meisten Fällen wahrscheinlicher, dass man es mit »umschlagenden Sippen« zu tun hat. Irgendwelche frappanten Fälle bei *Pisum* sind meines Wissens nicht bekannt. Indessen kommt es nicht selten vor, dass die eine Allele in einem Paar Eigenschaften zeigen kann, die normal für die andere charakteristisch sind. Das Rezessivgen *i* gibt z. B. unter gewissen äusseren Verhältnissen (starker Reifegrad, vor allem bei Markerbsen) Anlass zum gleichen Phänotypus, der normal durch *I* bedingt wird. Die Labilitätslage, der »Umschlagspunkt«, liegt jedoch etwas ausser-

halb der gewöhnlichsten Milieuverhältnisse. Kommen dagegen die Gene $o_r r$ hinzu, wird die Labilitätslage so verschoben, dass sie mit der gewöhnlichen Konstellation von Milieufaktoren zusammenfällt (ERNST NILSSON 1929). Ein Biotypus $\bar{u} o_r o_r rr$ kann also gewissermassen als eine »umschlagende Sippe« bezeichnet werden. Bei der Verwendung des Wortes Labilitätslage wird hier natürlich nicht auf eine Labilität des Genotypus abgezielt, sondern auf eine Labilität in bezug auf die phänotypische Manifestation des Genotypus.

VIII. EIN LOKALISATIONSGEN FÜR WACHS UND SEIN VERHALTEN ZU DEN GENEN *Wa* UND *Wb*.

In einer Parzelle der Erbsensorte English wonder wurde im Jahre 1929 eine Pflanze entdeckt, die von den übrigen Pflanzen in der Parzelle und übrigens von allen mir bekannten Erbsenvarietäten dadurch ab-

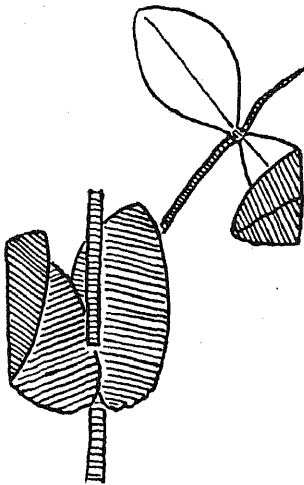


Fig. 3. Die Verteilung von normaler Wachsigkeit und Wachslosigkeit bei *wlo wlo*-Individuen. Die schraffierten Teile wachsig in normaler Stärke, die nicht schraffierten wachslös.

wich, dass die Oberseite der Blätter ganz frei von Wachs und also auffallend blank war. In allen übrigen Hinsichten war diese Pflanze, die einer Linie — L. 89 — den Ursprung gegeben hat, die dann konstant gewesen ist, morphologisch vollkommen mit der Muttersorte übereinstimmend. L. 89 unterscheidet sich von früher bekannten wachslösen Linien dadurch, dass die Wachslosigkeit streng auf die Oberseite der Blättchen begrenzt ist, während ihre Unterseite, die Unter- und Oberseite der Nebenblätter und i. ü. alle anderen grünen Teile normalen Wachsüberzug haben. Die gewöhnlichen wachslösen bzw. wachsarmer Biotypen haben dagegen alle grünen Teile mehr oder weniger blank.

Im Jahre 1930 wurde eine Serie Kreuzungen zwischen L. 89 und einer Linie aus der Muttersorte, L. 90, sowie mehreren an-

deren Linien ausgeführt, die in verschiedenen Eigenschaften abwichen. Diese Kreuzungen wurden ausgeführt um teils die Vererbung der lokalen Wachslosigkeit für sich und teils ihr Verhalten in dihybriden Spaltungen zu studieren. Die dihybriden Spaltungen zeigen ein paar Fälle von Koppelung und sollen daher zum Gegenstand weiteren Studiums ge-

macht werden, weshalb die Zahlen erst später veröffentlicht werden sollen. Dagegen sind die Untersuchungen soweit vorgeschritten, dass ich hier die Vererbung der lokalen Wachsllosigkeit und ihr Verhalten zu der Wachсарmut nachweisen kann, die durch die Gene *Wa* und *Wb* verursacht wird (WELLENSIEK 1928).

Die studierten Kreuzungen waren folgende:

- I. L. 89 \times L. 90 (aus English wonder).
- II. Reziprok zu I.
- III. L. 89 \times L. 96 (*fl*-Aberrante aus Onward).
- IV. L. 89 \times L. 84 (*le n r i* PV-Linie aus einer Kreuzung).
- V. L. 89 \times L. 33 (aus Hamlet).
- VI. L. 54 (aus Acacia) \times L. 89.
- VII. Reziprok zu VI.
- VIII. L. 91 (aus Blue Peter) \times L. 89.
- IX. L. 89 \times L. 92 (aus Sharpes Meteor).
- X. L. 89 \times L. 94 (aus Rekord).
- XI. L. 49 (aus Luxuria) \times L. 89.
- XII. L. 76 (aus Niedrige volltragende) \times L. 89.
- XIII. L. 89 \times L. 93 (aus De Grace *pp* VV).
- XIV. L. 97 (rogues-Linie aus Viking) \times L. 89.
- XV. L. 42 (aus Nain mangetout) \times L. 89.
- XVI. L. 89 \times L. 43 (aus Emerald gem, *wa wa Wb Wb*).
- XVII. L. 89 \times L. 88 (*aa ss Wa Wa wb wb*).
- XVIII. L. 85 (*AA ss Wa Wa wb wb*) \times L. 89.
- XIX. L. 43 (aus Emerald gem, *wa wa Wb Wb* \times L. 88 (*aa ss Wa Wa wb wb*).

LOKAL WACHSLOS (L. 89) \times NORMAL WACHSIGE LINIE AUS DER MUTTERSORTE (L. 90).

F_1 nach Kreuzung I und II zeigten vollkommen normale Wachsigkeit und konnten in keiner Hinsicht von L. 90 aus der Muttersorte der lokal wachslösen Linie 89 unterschieden werden. Die Resultate der F_2 -Analyse sind in Tab. 7 mitgeteilt.

Die lokale Wachsllosigkeit tritt also im Verhältnis zur normalen Wachsigkeit regelrecht wie 1 : 3 auf. Die lokal wachslöse L. 89 ist rezessiv für ein Gen, das dominant normale Wachsigkeit verursacht. Dieses Gen bezeichne ich mit *Wlo* um die Kontinuität mit WELLENSIEKS (1928) Genen *Wa* und *Wb* beizubehalten (WELLENSIEK verwendet die typographischen Formen W^a und W^b). Früher hat er indessen (1925)

TABELLE 7. F_2 nach Kreuzung I—II = lokal wachslös \times Linie aus der Muttersorte und reziprok.

Kreuzung Nr.	Gefundene Anzahl			m_k 3 : 1	D/ m_k für 3 : 1
	wachsig	lokal wachslös	lokal wachslös pro 4		
I. L. 89 \times \times L. 90.....	521	180	1,027	0,065	0,41
II. L. 90 \times \times L. 89.....	84	21	0,800	0,169	0,18
Summe	605	201	0,998	0,061	0,03

die Genbezeichnung \underline{Wb} für Weissfleckigkeit aufgestellt, da sich diese aber auf keinen unbedingt sicheren Fall bezieht, soll wohl für Fälle von mendelnder Variegation eine andere Bezeichnung gewählt werden, welche Ansicht wahrscheinlich auch WELLENSIEK hegt, da er W^b für Wachslösigkeit lanziert. W^b und \underline{Wb} als Bezeichnungen für zwei verschiedene Gene zu verwenden würde wohl allzu leicht zu Verwechslungen Anlass geben.

LOKAL WACHSLOS (L. 89) \times VERSCHIEDENE Wlo Wlo -LINIEN.

Die Kreuzungen III—XV stellen sämtlich Verbindungen zwischen der lokal wachslösen L. 89 und verschiedenen normal wachsigem Linien dar. Diese Kreuzungen wurden ausgeführt, um darüber Aufschluss zu erhalten, wie sich Wlo zu verschiedenen anderen Genen verhält, aber hier soll nur die monohybride Spaltung $Wlo : wlo wlo$ berührt werden. Auch für die Kreuzungen III—XV gilt — gleichwie für I u. II — dass die F_1 -Pflanzen sämtlich normal wachsig waren. Die F_2 -Spaltungen sind in Tab. 8 zusammengestellt.

Die Kreuzungen XVI—XVIII sind zwischen L. 89 und drei wachsaeren Linien des gewöhnlichen Typus ausgeführt. In Tab. 8 wird bzgl. dieser Kreuzungen nur Wlo berücksichtigt. Es verursachte keinerlei Schwierigkeiten mit Sicherheit die $wlo wlo$ -Individuen auch unter den ganz wachsaeren Pflanzen herauszusortieren, da diese in den Kreuzgn. XVI—XVIII nicht ganz blank sind sondern WELLENSIEKS (1928) Klassen 2 und 1 entsprechen (bzw. »little» und »extremely little» Wachs), während die Oberseite der Blätter von $wlo wlo$ -Pflanzen der Klasse 0 (»nothing» Wachs) entspricht. Die F_1 -Pflanzen nach den

Kreuzgn. XVI—XVIII waren gleichwie in früher genannten Kreuzungen normal wachsig.

Die Zahlen in Tab. 8 beweisen nur des weiteren, dass die lokale Wachsllosigkeit eine rezessive Eigenschaft darstellt, die im Verhältnis

TABELLE 8. F_2 nach Kreuzung III—XVIII = *wlo wlo* \times verschiedene *Wlo Wlo*-Linien und reziprok.

Kreuzung Nr.	Gefundene Anzahl			m_k 3 : 1	D/ m_k für 3 : 1
	<i>Wlo</i>	<i>wlo wlo</i>	<i>wlo wlo</i> pro 4		
III.....	97	46	1,286	0,145	1,97
IV.....	118	32	0,853	0,142	1,04
V.....	127	61	1,297	0,126	2,35
VI—VII.....	275	93	1,010	0,090	0,11
VIII.....	337	101	0,923	0,083	0,93
IX.....	222	62	0,873	0,103	1,24
X.....	139	56	1,148	0,124	1,19
XI.....	291	87	0,920	0,089	0,90
XII.....	456	135	0,913	0,071	1,22
XIII.....	329	106	0,975	0,083	0,30
XIV.....	75	35	1,272	0,165	1,65
XV.....	118	46	1,122	0,135	0,90
XVI.....	287	85	0,914	0,090	0,96
XVII.....	179	73	1,158	0,109	1,45
XVIII.....	160	62	1,117	0,116	1,01
Summe III— XVIII.....	3210	1080	1,007	0,026	0,27
Summe I— XVIII.....	3815	1281	1,006	0,024	0,25

zur normalen Wachsigkeit bzw. Wachsarmut regelrecht monohybrid spaltet.

Wlo IN DIHYBRIDEN SPALTUNGEN ZUSAMMEN MIT *Wa* UND *Wb*.

In Kreuzg. XVI ist L. 89 (*wlo wlo*) mit L. 43 (aus Emerald gem) gekreuzt worden, die stark wachsarm ist (laut der Beschreibung zunächst WELLENSIEKS Klasse 1 entsprechend) und in Kreuzg. XVIII und XVIII mit L. 88 und L. 85, die beide wachsarm sind, jedoch etwas weniger als L. 43 (offenbar WELLENSIEKS Klasse 2 entsprechend). Sowohl L. 85 wie L. 88 sind rezessiv mit Rücksicht auf das Gen *S*, und in anderen Kreuzungen ist konstatiert worden, dass das Wachs-Gen,

das in diesen Linien rezessiv auftritt, dasselbe ist, das Koppelung mit *S* zeigt, also *Wb* (WELLENSIEK 1930).

Welches Wachs-Gen in L. 43 rezessiv auftrat war mir früher unbekannt, weshalb ich im Zusammenhang mit den *Wlo*-Kreuzungen auch Kreuzg. XIX zwischen L. 43 und L. 88 ausführte. Diese Kreuzung gab in F_2 folgende Spaltung (F_1 war normal wachsig):

597 normal wachsig : 412 wachssarm

= 9,467 : 6,533 pro 16.

$m_k = 0,250$, $D/m_k = 1,87$.

9 : 7

Hier liegt also eine Spaltung im Verhältnisse 9 : 7 vor, weshalb L. 43 die Formel *wawa Wb Wb* hat und L. 88 die Formel *Wa Wawbwb*. Die Spaltung in F_2 wird dann 9 *Wa Wb* : 7 *Wawbwb* + *wawa Wb* + *wawbwb*. Beide Linien haben offenbar das Gen *Bl* in dominanter Form, da dieses Gen in rezessiver Form vollständige Wachsllosigkeit bedingt. Leider habe ich in meinem Material keine *bl bl*-Linie, weshalb ich nicht Gelegenheit gehabt habe *Wlo* und *Bl* in dihybrider Spaltung zu untersuchen.

Kreuzung XVI, L. 89 \times L. 43, gab normal wachsiges F_1 und F_2 folgende Spaltung.

Wlo Wa Wb Wb : *Wlo wawa Wb Wb* : *wlo wlo Wa Wb Wb* : *wlo wlo wawa Wb Wb*

Gefundene

Anzahl:	224	63	63	22
Pro 16:	9,63	2,71	2,71	0,95
Korrig. Verh.: ¹	9,50	2,83	2,83	0,84
m_k d:o:	0,407	0,316	0,316	0,185
D/m_k :	0,32	0,38	0,38	0,59

Kreuzung XVII—XVIII, L. 89 \times L. 88 und L. 85 \times L. 89 gaben gleichfalls normal wachsiges F_1 . In F_2 wurde folgende Spaltung erhalten.

Wlo Wa Wa Wb : *Wlo Wa Wawbwb* : *wlo wlo Wa Wa Wb* : *wlo wlo Wa Wa wwbwb*

Gefundene

Anzahl XVII:	138	41	56	17
d:o XVIII:	122	38	47	15
Zusammen:	260	79	103	32
Pro 16:	8,78	2,66	3,48	1,08
Korrig. Verh.:	8,77	2,66	3,50	1,07
m_k d:o:	0,366	0,274	0,304	0,184
D/m_k :	0,03	0,00	0,07	0,05

¹ Laut KAPPERTS Methode (1927).

Aus diesen Resultaten geht hervor, dass die Gene *Wlo*, *Wa* und *Wb* voneinander unabhängig sind. Dass *Wa* und *Wb* nicht gekoppelt sind ist schon von WELLENSIEK (1928) gezeigt worden. Dagegen ist *Wlo* mit *P* und *Fl* gekoppelt, aber die Untersuchung in dieser Hinsicht ist nicht abgeschlossen, sondern muss auch auf *F₃* ausgedehnt werden, namentlich da *Fl* in diesem Material recht eigentümliche Spaltungszahlen aufweist, die nicht ohne weiteres als monohybrid gedeutet werden können.

CORRIGENDA.

Im Anschluss an Vorstehendes will ich ein paar in meiner Arbeit über rezessive gelbe Kotyledonenfarbe (ERNST NILSSON 1929) gemachte Angaben berichtigen. In den Übersichten über die dihybriden Spaltungen, die die Gene *IR*, *IV* und *VO* auf Seite 262, 263 und 264 betreffen, steht in der zweiten Zeile »Pro 4«, was natürlich pro 16 heissen soll, ein Fehler der allerdings keinen Irrtum verursacht haben kann, der aber doch berichtigt werden soll. Auf S. 259, Zeile 3 von unten steht »Gk. \times D. m.« anstatt »Gk. \times L. m.«.

Durch spätere Untersuchungen habe ich gefunden, dass die in der zitierten Arbeit erwähnte Sorte Lunds Sabel die Konstitution *PP vv* hat. Die Spaltung in »Dicke und dünne Membran« Seite 261 bezieht sich daher auf *V* und die dihybriden Serien »Kotyledonenfarbe—Membran« und »Kotyledonenform—Membran« auf S. 263 und »Membran—Hülsenfarbe« auf S. 264 auf die betr. Gene *IV*, *RV* und *OV* und nicht auf *IP*, *RO* und *OP*, wovon ich mich beim Verfassen der erwähnten Arbeit experimentell nicht überzeugt hatte.

ZITIERTE LITERATUR.

1. BRINK, R. A. and COOPER, D. C. 1931. The association of semisterile-I in maize with two linkage groups. — *Genetics* XVI.
2. HAMMARLUND, C. and HÅKANSSON, A. 1930. Parallelism of chromosome ring formation, sterility and linkage in *Pisum*. — *Hereditas* XIV.
3. HÅKANSSON, A. 1929. Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmassliche genetische Bedeutung. — *Hereditas* XII.
4. — 1931. Über Chromosomenverkettung in *Pisum*. — *Hereditas* XV.
5. — 1932. Neue Fälle von Chromosomenverkettung in *Pisum*. — *Hereditas* XVI.
6. KAPPERT, H. 1925. Über die Zahl der unabhängigen Merkmalsgruppen bei der Erbse. — *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre* XXXVI.
7. — 1927. Über die Auswertung dihybrider Spaltungsreihen bei Koppelungsstudien. — *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre* XLIV.
8. NILSSON, ERNST. 1929. Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. II. Die Vererbung der rezessiv gelben Kotyledonenfarbe. — *Hereditas* XII.
9. — 1932. Erblichkeitsversuche mit *Pisum*. III. Ein reproduktionsletaler Biotypus und seine Spaltungsverhältnisse. — *Hereditas* XVII.

10. NILSSON-LEISSNER, G. 1925. Beiträge zur Genetik von *Triticum spelta* und *Triticum vulgare*. — Hereditas VII.
11. PELLEW, CAROLINE and RICHARDSON SANSOME, EVA. 1931. Genetical and cytological studies on the relation between Asiatic and European varieties of *Pisum sativum*. — Journ. of Genetics XXV.
12. RASMUSSEN, J. 1927. Genetically changed linkage values in *Pisum*. — Hereditas X.
13. RICHARDSON, E. 1929. A chromosome ring in *Pisum*. — Nature CXXIV. (Nur Ref. gesehen.)
14. WELLENSIEK, S. J. 1925. Genetic monograph on *Pisum*. — Bibliographia Genetica II.
15. — 1927. *Pisum*-crosses. IV. The genetics of wax. — Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Deel XXXII, Verh. 9.
16. — 1930. Linkage-studies in *Pisum*. III. — Genetica XII.
17. WELLENSIEK, S. J. and KEYSER, J. S. 1929. *Pisum*-crosses. V. Inherited abortion and its linkage-relations. — Genetica XI.

INHALT.

VI. Neue Fälle von Semisterilität	197
Semisterilität in Kreuzg. I, Bohnenerbse \times Automobil	198
Die Semisterilität bei Sabre	199
Der Semisterilitätsfall N. I (HÄKANSSON 1932)	200
Semisterilität in Kreuzungen mit Extra Rapid	202
Die Semisterilität in Kreuzg. V, eine Mutante aus English wonder \times De Grace	203
VII. Spaltung in verschiedener Variationsweise	205
VIII. Ein Lokalisationsgen für Wachs und sein Verhalten zu den Genen <i>Wa</i> und <i>Wb</i>	216
Lokal wachslös (L. 89) \times normal wachsige Linie aus der Muttersorte (L. 90)	217
Lokal wachslös (L. 89) \times verschiedene <i>Wlo</i> <i>Wlo</i> -Linien	218
<i>Wlo</i> in dihybriden Spaltungen zusammen mit <i>Wa</i> und <i>Wb</i>	219
Corrigenda	221
Zitierte Literatur	221

STUDIES ON MEIOSIS IN DIPLOID AND TRIPLOID *SOLANUM TUBEROSUM* L.

BY ARNE MÜNTZING

SVALÖF, SWEDEN

I. INTRODUCTION.

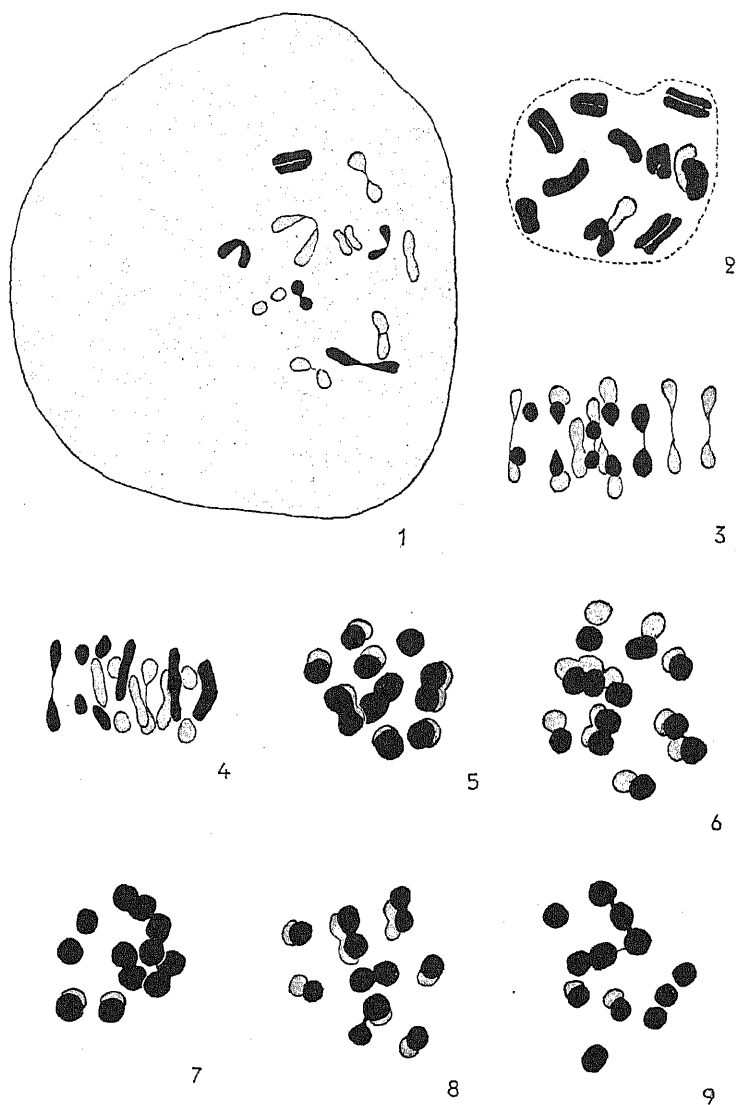
THE potato varieties cultivated in Europe and North America are all tetraploid, and have the somatic chromosome number 48 (cf. RYBIN 1930, BLEIER 1931, MEURMAN and RANCKEN 1932). In South America there is a multitude of other cultivated potato types. Most of them are also tetraploid, but some varieties have lower numbers, 36 and 24 (RYBIN 1930). These diploid and triploid representatives of *Solanum tuberosum* have a limited distribution area in Peru and Bolivia.

As the varieties cultivated in Europe are evidently the descendants of but a few importations, it is probable that many valuable genes are distributed among the South American types, which have been subject to very little selection. In 1931 the potato breeding department of Svalöf received a collection of potato samples from Bolivia (chiefly from the regions near the Lago Titicaca). These samples were sent by order of the Swedish explorer, the late Professor E. NORDENSKIÖLD, and were most kindly put at my disposal by Dr. C. HAMMARLUND. The collection included 16 samples of different native commercial varieties.

In the autumn of 1931 root tips were fixed in NAVASHIN's solution. The fixation proved to be rather bad, but the somatic chromosome numbers could be approximately determined. Most of the samples were tetraploid, but the material also included four diploid and two triploid clones. One sample was later found to consist of a mixture of diploid and triploid plants.

In the summer of 1932 the somatic numbers were checked by studies on the meiotic divisions. The chromosome numbers could easily be determined from slides made according to BELLING's aceto-carmin method, but for a closer study smear preparations proved to be more useful. Rather good slides were obtained after fixation in diluted NAVASHIN solutions (cf. MÜNTZING 1933, p. 131). This fixative gave equally good or even better results than medium FLEMMING, which was also tried. The slides were stained with gentian violet.

The meiotic divisions in the pollen mother cells of tetraploid potatoes have been described in detail by numerous workers (cf. the



Figs. 1—9. Meiosis in diploid *S. tuberosum*. — Fig. 1, diakinesis; fig. 2, pro-metaphase; figs. 3—4, first metaphase in side view; figs. 6—9, first metaphase plates in polar view showing different types of association. — $\times 4400$.

reviews in BLEIER 1931, MEURMAN and RANCKEN 1932). Meiosis in diploid and triploid varieties, on the contrary, has not been studied,

apart from a few observations made by LONGLEY and CLARK (1930) and RYBIN (1930). The purpose of the present paper is to fill in this gap as far as observations go.

II. DIPLOID *S. TUBEROSUM*.

At diakinesis twelve bivalents are to be seen (fig. 1). The chromosomes are generally united by one single terminal chiasma. The

TABLE 1. *Secondary association in diploid Solanum tuberosum.*

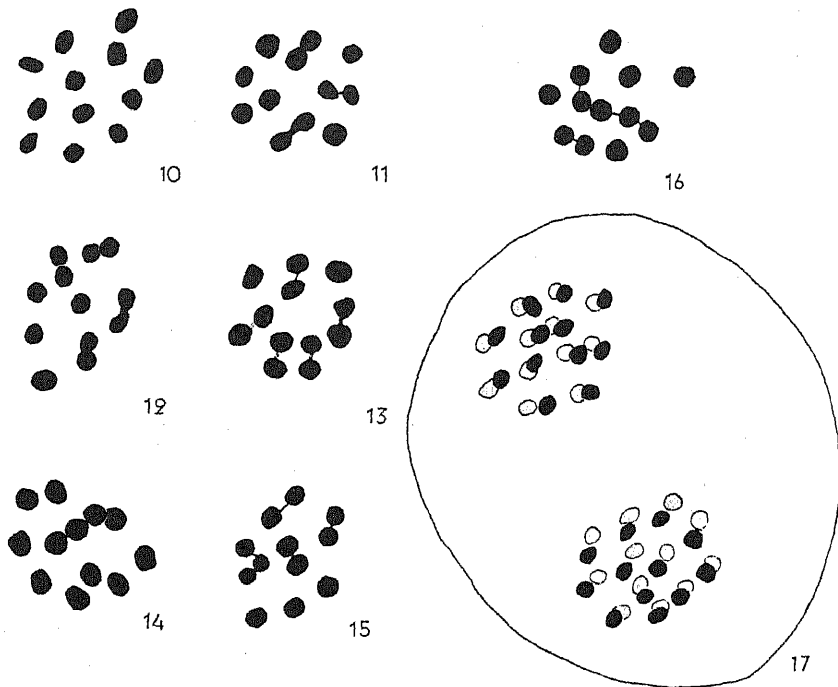
Plate no.	Single chromo- somes	Groups of				Plate no.	Single chromo- somes	Groups of				Plate no.	Single chromo- somes	Groups of			
		2	3	4	5			2	3	4	5			2	3	4	5
1	12	—	—	—	—	18	6	3	—	—	—	35	4	4	—	—	—
2	12	—	—	—	—	19	6	3	—	—	—	36	2	5	—	—	—
3	12	—	—	—	—	20	6	3	—	—	—	37	3	3	1	—	—
4	12	—	—	—	—	21	6	3	—	—	—	38	3	3	1	—	—
5	12	—	—	—	—	22	6	3	—	—	—	39	3	3	1	—	—
6	10	1	—	—	—	23	6	3	—	—	—	40	5	2	1	—	—
7	10	1	—	—	—	24	4	4	—	—	—	41	5	2	1	—	—
8	10	1	—	—	—	25	4	4	—	—	—	42	4	1	2	—	—
9	10	1	—	—	—	26	4	4	—	—	—	43	7	1	1	—	—
10	10	1	—	—	—	27	4	4	—	—	—	44	8	—	—	1	—
11	8	2	—	—	—	28	4	4	—	—	—	45	8	—	—	1	—
12	8	2	—	—	—	29	4	4	—	—	—	46	5	1	—	—	1
13	8	2	—	—	—	30	4	4	—	—	—	Total	303	106	8	2	1
14	8	2	—	—	—	31	4	4	—	—	—	Number of chromo- somes	303	212	24	8	5
15	8	2	—	—	—	32	4	4	—	—	—						
16	8	2	—	—	—	33	4	4	—	—	—						
17	8	2	—	—	—	34	4	4	—	—	—						

bivalents lie free from each other, and are never united to associations of more than two chromosomes.

Fig. 2 shows a pro-metaphase, also with 12 bivalents. The split in four of the bivalents is probably a split between the chromatids of chromosomes, associated by a single terminal chiasma.

As is to be expected from diakinesis, the chromosomes at metaphase I regularly form 12 bivalents, the members of which are united by one terminal chiasma. The occurrence of more than one chiasma was not observed. In any case the chiasma frequency is very low. In figs. 3—4 two metaphases of the first division in side view are illustrated.

The bivalents are drawn in their natural position. Some of them lie close together, but evidently without exchange of chromatids. In polar views of the first metaphase, this grouping of bivalents is more conspicuous. In fig. 5 there are three groups of two bivalents, and six separate bivalents; in fig. 6 two groups of two, and one group of 2—3 bivalents are to be seen. In fig. 7 four groups of two may be distinguished, though the groups are all rather crowded. In fig. 8 there



Figs. 10—17. Meiosis in diploid *S. tuberosum* (continued). — Figs. 10—16, second metaphase plates in polar view showing different degrees of secondary association (in fig. 13 the maximum association observed, 5 groups of two and 2 single chromosomes); fig. 17, second anaphase. — $\times 4400$.

are also probably four groups of two. Fig. 9, however, shows a more deviating association, either one group of five and one group of three, or two groups of two and one group of three.

Although the associations at metaphase I seem to be generally in groups of two, this might be due to bad fixation. Observations of the second metaphase, however, proved that this is not the case. Of 46 second metaphase plates examined (Table 1) only 5 showed 12 separate

chromosomes, in 41 cases 2—10 chromosomes of the plate were associated in groups. In 31 cases the associations were solely in groups of two chromosomes, in 10 cases groups of three, four or five chromosomes were also seen. Summing up, a total of 552 chromosomes were observed, of which 303 (55 per cent.) were single, 212 (38 per cent.) associated in groups of two and 37 (7 per cent.) associated in groups of 3 to 5 chromosomes.

In fig. 10 all the twelve chromosomes are single. In fig. 11 there are three groups of two and six single chromosomes, in fig. 12 four groups of two and four single chromosomes. Fig. 13 shows the maximum association observed, five groups of two, and two single chromosomes. In fig. 14 there seem to be one group of four, and 8 singles, in fig. 15 possibly one group of three, three groups of two, and three single chromosomes, in fig. 16, again, one group of five, one group of two, and five single chromosomes. The group of four in fig. 14 may be interpreted as two groups of two, the group of three in fig. 15 may be a group of two which happens to lie close to a single chromosome. In any case it is evident from Table 1 and figs. 11—13 that *association in groups of two chromosomes at second metaphase is characteristic of the diploid potato strain in question*. The maximum association hitherto found, five groups of two and two single chromosomes was only observed once. Most frequent was the combination of 4 groups of two and 4 singles. In the 31 plates, where single chromosomes occurred together with groups of two, the frequency of »bivalent» groups was as follows:

Number of groups:	0	1	2	3	4	5	6
» » cases:	5	5	7	6	12	1	—

Associations in five (and six) groups are evidently less frequent than lower numbers of groups. There is a possible maximum at 4, but as the numbers are small this maximum is not significant. Fixation seems to be good, as the plasm is not shrunken, and the chromosomes or groups of chromosomes are generally widely separated. Configurations such as those in figs. 11—13 cannot reasonably be ascribed to bad fixation, but must be due to inherent causes. This conclusion is supported by analogous results in other plant genera (see Discussion), and by the observation of similar chromosome associations in the triploid and tetraploid potato strains examined.

III. TRIPLOID *S. TUBEROSUM*.

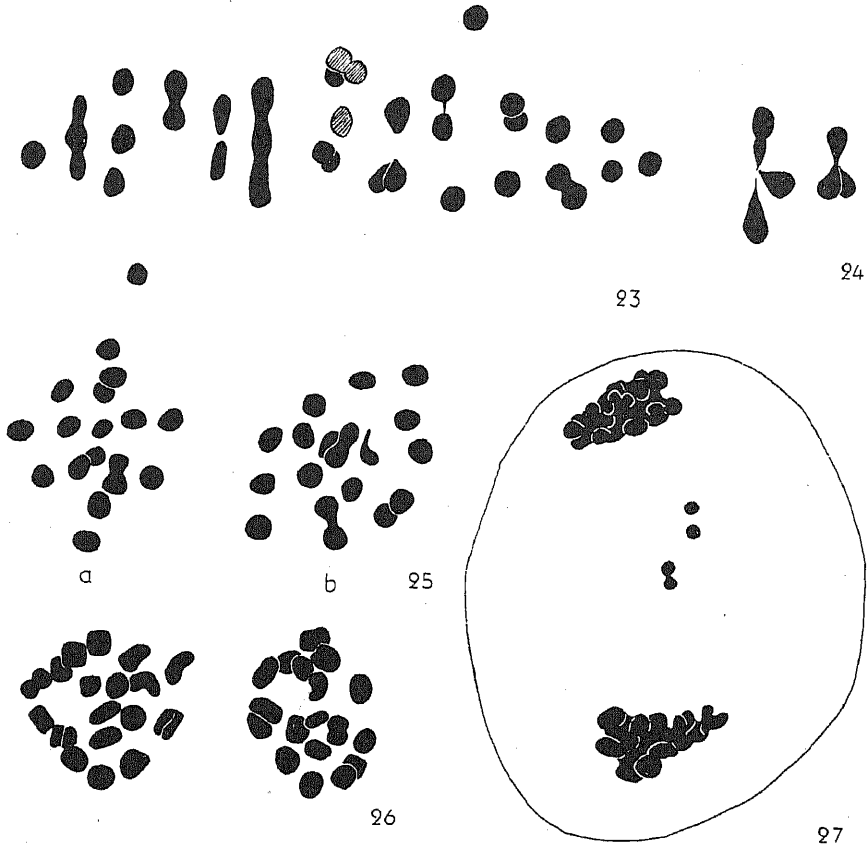
No good stages of early diakinesis were seen. Figs. 18—19 show the chromosome complements at late diakinesis. Though the associa-



Figs. 18—22. Meiosis in triploid *S. tuberosum*. — Figs. 18—19, late diakinesis; fig. 20, first metaphase in polar view; figs. 21—22, first metaphase in side view (separately drawn). — $\times 4400$.

tions are not clear in all details, a rather high proportion of trivalents is evident. In fig. 18 the chromosome complement may be interpreted as consisting of 11 trivalents + 1 bivalent and 1 univalent. The mem-

bers of some trivalents have separated, but their position indicates that they were connected at an earlier stage. One trivalent is of the ring and rod type («frying pan»), the others are of the triple chain type. Fig. 19 shows another nucleus in the same stage with at least five trivalents of



Figs. 23—27. Meiosis in triploid *S. tuberosum* (continued). — Fig. 23, first metaphase in side view (separately drawn); fig. 24, two separate trivalents; fig. 25, commencing first anaphase (the two plates, *a* and *b*, separately drawn); fig. 26, first anaphase (the plates separately drawn); fig. 27, first telophase with two lagging univalents. — $\times 4400$.

the triple chain type. In fig. 20, first metaphase in polar view, 14 separate bodies may be distinguished. Of these at least 6 are trivalents. The shape of the trivalents may be better studied in side views of first metaphase plates. Figs. 21—23 represent three complete chromosome complements from this stage. The chromosomes are drawn separately. In fig. 21 the complement may earlier have included 7 trivalents, 5 of

which are still clearly distinguishable. In fig. 22 there are 8 or 9 trivalents, but the position of the chromosomes indicates that earlier there were 10 trivalents. In the third complement (fig. 23) most of the chromosomes have separated, but earlier they probably formed about 9 trivalents, besides bivalents and univalents. — The trivalents at first metaphase are, as a rule, either of the triple chain type or Y-formed with a triple terminal chiasma. Fig. 24 shows two separate trivalents of the latter type.

First metaphases in side view generally show a varying number of univalents lying more or less apart from the equatorial plate. In 57 metaphase groups examined the following number of univalents was observed:

Number of univalents:	0	1	2	3	4	5	6
» » cases:	6	10	13	10	12	5	1

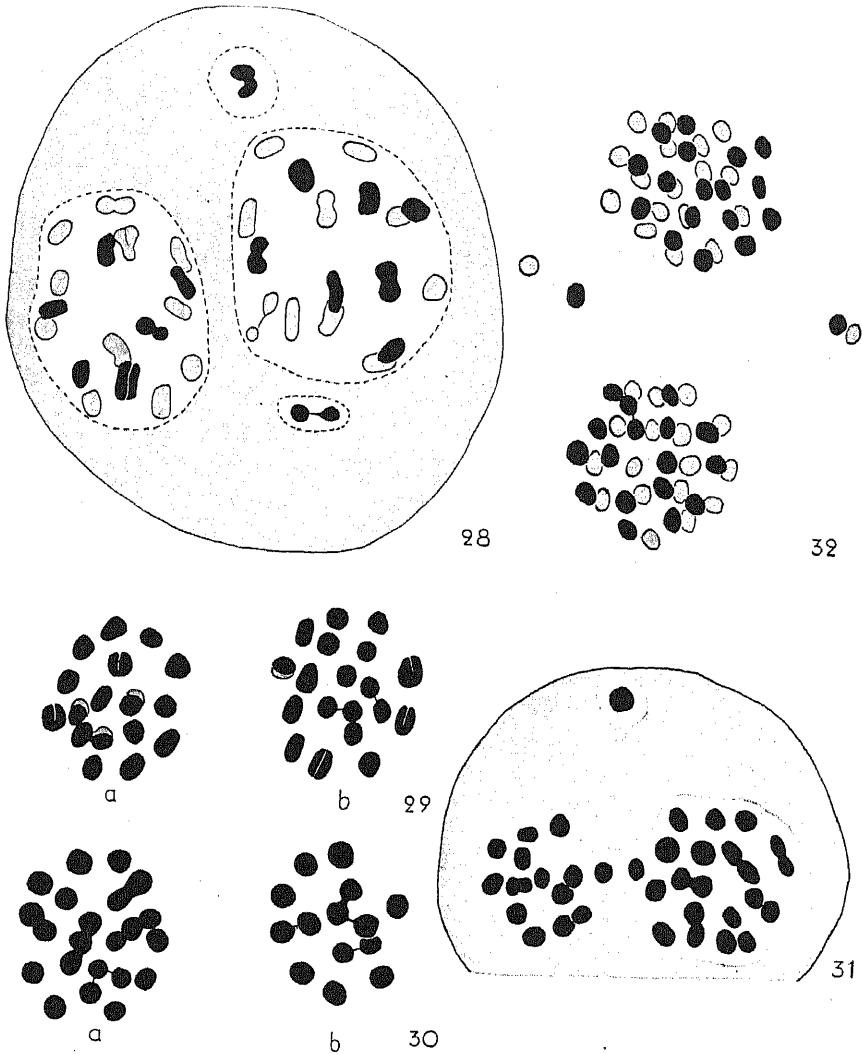
As many as 6 univalents were observed, but from 1 to 4 seems to be the average number. These figures are probably a little too low, as some univalents may happen to lie in the equatorial plate hidden by bivalents and trivalents. But in any case the relatively low number of univalents confirms the conclusion that the frequency of trivalent formation is rather high. Further, the observations at diakinesis and the complete complements in side view of metaphase I demonstrate that true associations, by means of chiasmata of a higher order than trivalents, do not occur, or are at least very rare.

Fig. 25 shows a commencing anaphase of the first division. The distribution of the chromosomes is 17—19. In each group 2—3 bivalents are to be seen. Probably these represent parts of former trivalents, of which one chromosome is passing to one of the poles, the other two chromosomes moving in union to the other pole. However, it is also possible, though less probable in this case, that the union is due to secondary association. Fig. 26 represents another first anaphase with the distribution 18—18.

Lagging chromosomes were often observed. Fig. 27 shows a telophase in which two univalents lie between the two telophase groups. The univalents have a tendency to split, and in one of them the division seems to be completed. It is possible, however, that the halves are still connected (cf. fig. 28). No absolutely certain case of division of univalents at the first division was observed.

At interphase the chromosomes in the daughter nuclei may be easily

distinguished and counted. In fig. 28 both the nuclei contain 17 chromosomes. Two chromosomes are eliminated and form micronuclei. One



Figs. 28—32. Meiosis in triploid *S. tuberosum* (continued). — Fig. 28, interkinesis; figs. 29—31, second metaphases in polar view showing secondary association, (the plates in fig. 31 with a tendency to fusion); fig. 32, second anaphase. — $\times 4400$.

of these chromosomes is elongated, dumb-bell-shaped and has probably been stretched at the equator but has failed to divide. In one of the nuclei

there is another chromosome of a similar type. This chromosome is probably a former univalent which has been included in one of the daughter nuclei. More often, however, the lagging chromosomes remain outside the nuclei. Of one hundred pollen mother cells 63 showed eliminated chromosomes and micronuclei. In the remaining 37 cases the divisions had been clean, and not more than two nuclei were present.

The second division was interesting from two points of view, the chromosome distribution and the occurrence of secondary association. In the second metaphase plates various chromosome numbers were counted. The number was determined in 58 cases with the following results:

Chromosome number at metaphase II:	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Number of cases:	3	3	12	14	12	8	4	1	1

The average chromosome number is 17.4, that is, a little less than half the somatic number. On account of the frequent elimination at the first division, a still lower number might have been expected. This seems to indicate that a proportion of the chromosomes, lying outside the main nuclei at interphase, may be included in the second metaphase plates.

Sometimes the homotypic spindles were parallel. In such cases the chromosome number in both metaphase plates of the same cell could often be counted (figs. 29—31). The most frequent distribution was 17—19 (fig. 29), the most extreme one observed was 22—14 (fig. 30).

Fig. 32 shows a second anaphase in which all the four plates are visible. The chromosome distribution is $\frac{17-17}{17-17} + \frac{2}{2}$ eliminated chromosomes. Two chromosomes have evidently been eliminated at the first division, and divided at the second.

No lagging of chromosomes was seen at the second division. This is in agreement with the observation that univalents never or seldom divide at the first division. In triploid tomato, on the other hand, LESLEY (1926) states that the first division is usually clean and lagging chromosomes rare. In the second divisions more laggards were observed.

Secondary association of chromosomes also occurs in the triploid potato variety. This might indeed be expected from the occurrence of such associations in the diploid form investigated. The observations on this point in the triploid were confined to the second metaphase. At first metaphase secondary association would be difficult to di-

stinguish from true multivalent formation. — As is evident from figs. 29—31 the chromosomes at the second metaphase are often associated in groups of two, three or more chromosomes. In fig. 29 the association is rather weak. In (a) there is a group of three, in (b) one group of three and another group of two. In fig. 30 the plate with 22 chromosomes (a) includes one group of four, two groups of three and two groups of two chromosomes. Finally, in fig. 31, one of the plates contains, besides single chromosomes, two groups of two, the other plate five groups of two and probably one group of three.

TABLE 2. *Secondary association in triploid Solanum tuberosum.*

Plate no.	Single chro-mo-somes	Groups of				Plate no.	Single chro-mo-somes	Groups of				Plate no.	Single chro-mo-somes	Groups of			
		2	3	4	5			2	3	4	5			2	3	4	5
1	11	—	2	—	—	16	8	3	1	—	—	31	5	3	3	—	—
2	9	5	—	—	—	17	14	—	1	—	—	32	8	5	—	—	—
3	8	3	1	—	—	18	12	2	1	—	—	33	5	3	2	—	—
4	10	2	1	—	—	19	11	2	1	—	—	34	11	2	—	—	—
5	4	—	4	—	—	20	8	2	2	1	—	35	8	4	1	—	—
6	7	3	1	1	—	21	7	2	1	—	—	36	6	4	1	—	—
7	3	1	3	1	—	22	13	—	1	—	—	37	6	2	2	—	—
8	5	1	2	1	—	23	9	3	1	—	—	38	5	4	1	—	—
9	14	—	1	—	—	24	9	1	2	—	—	39	6	4	1	—	—
10	14	1	1	—	—	25	3	3	2	—	—	40	3	2	3	—	—
11	8	3	—	—	1	26	4	4	1	1	—	Total	338	93	49	5	1
12	13	—	1	—	—	27	15	—	—	—	—	Num-ber of chro-mo-somes	338	186	147	20	5
13	8	5	1	—	—	28	12	3	—	—	—						
14	9	3	—	—	—	29	6	4	2	—	—						
15	12	1	1	—	—	30	9	3	—	—	—						

To get a statistical review of the frequencies of groups of different sizes the chromosome complements of 40 second metaphase plates were analysed with the following results (Table 2).

Only in one case (plate nr. 27) did all the chromosomes seem to be single and independent of each other; in all other cases groups of chromosomes were present. As in the diploid variety groups of two were frequent, but also groups of three were of common occurrence. In the 40 plates a total of 696 chromosomes were observed. Of these 338 (49 per cent.) were single, 186 (27 per cent.) were in groups of two and 147 (21 per cent.) in groups of three chromosomes. The remaining

25 chromosomes (4 per cent.) seemed to be in groups of four or five. — Comparison with the diploid variety (Table 1) clearly shows that *parallel to the increase in chromosome number a new configuration appears in the triploid: the group of three chromosomes*. This strongly indicates that the association observed is due to genotypical causes and not to occasional clumping.

In many triploids formation of unreduced gametes has been observed. Such gametes are also formed in the triploid *Solanum tuberosum* variety investigated. The mechanism responsible for this is a fusion of homotypic spindles. As already mentioned, the spindles of the second division are often parallel, and may fuse, especially if the interphase nuclei have been in rather close contact. In figs. 31 and 33 are to be seen slightly fused metaphase plates. In these plates secondary association is also evident. In fig. 34 a second anaphase is represented, showing complete fusion of the plates with a total of about 35 chromosomes. One chromosome has evidently been eliminated at the first division, and has now divided just like the fused plates. Fig. 35 shows a commencing second anaphase in side view. The two second metaphase groups have fused completely, and will no doubt give rise to a dyad instead of a tetrad. All intermediate gradations of fusion between these two extremes were also observed. Single dyads (fig. 36) were present at the tetrad stage. Pentads were common, and even hexads (fig. 37) may be formed. The frequency of dyads, triads, tetrads, pentads, and hexads was found to be the following:

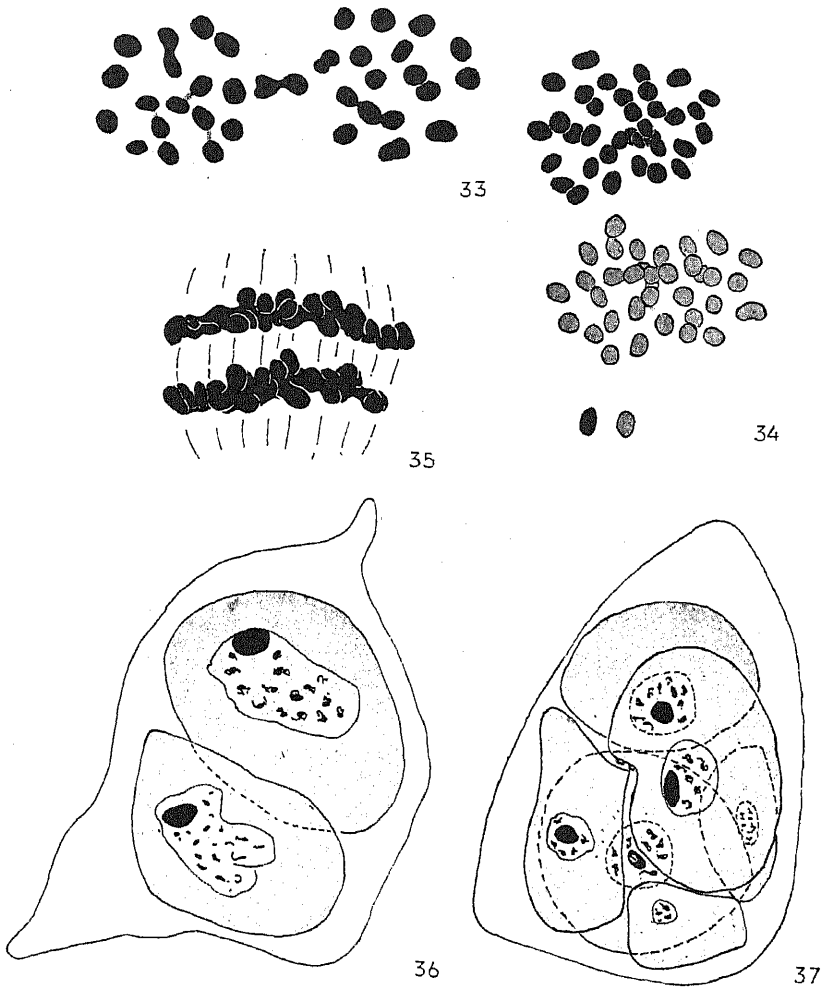
Number of cells:	2	3	4	5	6
» » cases:	2	1	49	24	4

The supernumerary cells are generally small and their formation probably caused by the presence of eliminated chromosomes.

All the South American varieties examined flowered normally. Pollen samples were taken and mounted in a mixture of glycerine and aceto-carmin. The percentage of good pollen was determined in 13, probably isogenous, triploid plants. The percentage was found to vary from 13 to 37 and was on an average 25 per cent. For comparison it may be mentioned that in triploid tomato, which has the same chromosome number as triploid potato, the pollen has been found to be less good. LESLEY (1928) counted 13 per cent. good grains and JØRGENSEN (1928) 14 per cent.

In accordance with their normal meiosis the diploid potato plants examined had better pollen than the triploids. Seven plants gave a

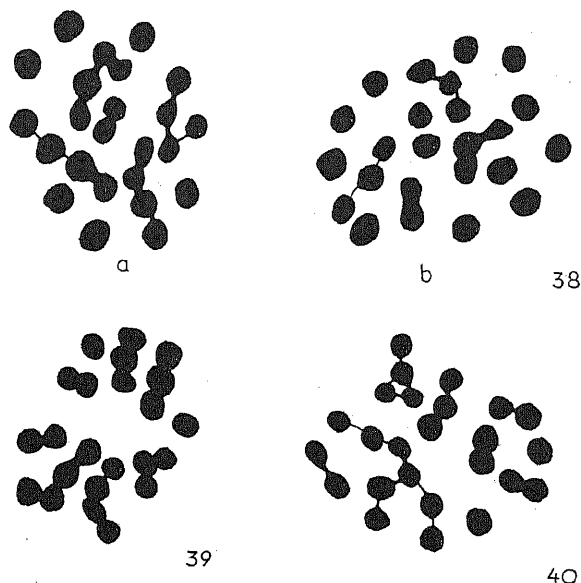
mean value of 75 per cent. good pollen, the extremes being 63 and 94. The tetraploid South American varieties, grown under the same conditions as the diploid and triploid plants, had a variable pollen fertility,



Figs. 33—37. Meiosis in triploid *S. tuberosum* (continued). — Fig. 33, second metaphase with the plates slightly fused; fig. 34, second anaphase showing complete fusion (the plates separately drawn); fig. 35, second anaphase in side view (complete fusion); fig. 36, a dyad; fig. 37, a hexad. — $\times 4400$ (figs. 33—35) and $\times 2900$ (figs. 36—37).

ranging from 4 to 86 per cent. good pollen. Probably sterility in these plants, as in European cultivated potatoes, is due to two different causes: a) unbalanced lethal chromosome complements in the haplophase

caused by irregularities in meiosis, b) physiological disturbances in the mother plant (cf. BLEIER 1931 and MÜNTZING 1930, pp. 314—322). Possibly such disturbances may play a rôle also in the diploids and triploids, but in the latter varieties the pollen was indeed relatively good, at least morphologically. Crossing and selfing with the triploid, however, failed last summer owing to the unripe fruits falling off.



Figs. 38—40. Secondary association in tetraploid *S. tuberosum*. — Fig. 38, second metaphase (the plates separately drawn); figs. 39—40, two other second metaphase plates (in fig. 39, 2 groups of four, 3 groups of three, 2 groups of two and 2 single chromosomes). — $\times 4400$.

IV. SECONDARY ASSOCIATION IN TETRAPLOID *S. TUBEROSUM*.

For comparison with the conditions in the diploid and triploid varieties, secondary association at second metaphase was also studied in a tetraploid potato variety (»19274«). Meiosis in this clone was rather regular, and both the first and second divisions were completed without gross disturbances. As meiosis in tetraploid *Solanum tuberosum* has been studied by numerous workers (cf. BLEIER 1931, MEURMAN and RANCKEN 1932), the report of my own observations will on this occasion be limited to a discussion of secondary association in the tetraploid.

Though fixation in this case seemed to be somewhat less good than

in the diploid and triploid, the chromosome complements of 25 second metaphase plates could be analysed with regard to the frequency and size of the chromosome groups. The result is given in Table 3. Besides single chromosomes, groups of two and three are common as in the triploid. But in addition to these groups *associations of four chromosomes represent a new distinct class in the tetraploid*. Of a total of 584 chromosomes, 187 chromosomes (32 per cent.) were single, 118 (20 per cent.) were in groups of two, 90 (15 per cent.) in groups of three, and 76 (13 per cent.) in groups of four. Higher associations but in lower

TABLE 3. *Secondary association in tetraploid Solanum tuberosum.*

Plate no.	Single chromosomes	Groups of							Larger groups	Plate no.	Single chromosomes	Groups of							Larger groups
		2	3	4	5	6	7	8				2	3	4	5	6	7	8	
1	9	3	3	—	—	—	—	—	One group of 15 chrs.	16	2	2	3	2	—	—	—	—	One group of 11 chrs.
2	16	2	—	1	—	—	—	—		17	4	2	1	—	1	—	—	1	
3	7	4	—	1	1	—	—	—		18	4	3	—	1	—	—	—	—	
4	3	—	1	1	—	1	—	1		19	7	3	—	—	1	1	—	—	
5	3	3	—	—	—	—	—	—		20	4	2	2	1	—	—	—	—	One group of 10 chrs.
6	8	3	3	—	—	—	—	—		21	9	1	3	1	—	—	—	—	
7	2	4	1	1	—	—	—	1		22	6	1	1	3	—	—	—	—	
8	10	1	1	2	—	—	—	—		23	6	2	—	1	—	—	—	—	
9	6	1	2	—	—	1	—	—		24	13	1	3	—	—	—	—	—	
10	8	3	1	—	—	—	1	—		25	7	1	1	3	—	—	—	—	
11	9	1	1	—	—	—	1	—		Total	187	59	30	19	3	4	2	3	3
12	10	3	2	—	—	—	—	—		Number of chromosomes									
13	12	2	1	—	—	—	—	—		187	118	90	76	15	24	14	24		36
14	10	5	—	1	—	—	—	—											
15	12	6	—	—	—	—	—	—											

frequency, groups of 5, 6, 7 and 8 chromosomes, were observed (Table 3). In three cases even as many as 10, 11 and 15 chromosomes respectively were apparently connected. The appearance of the second metaphase groups may be seen in figs. 38—40. Fig. 38 represents two plates from the same cell. In (a) there are four groups of four, one group of two and six single chromosomes, in (b) there are three groups of three, one group of two and thirteen single chromosomes. Fig. 39 shows a plate with two groups of four, three groups of three, two groups of two and two single chromosomes, while fig. 40 shows one group of eight, one group of four, one group of three, four groups of two and two single chromosomes.

V. DISCUSSION.

In his work on the chromosome conditions of South American potato types RYBIN (1930) also reports some observations on meiosis in triploid varieties (pp. 338—339). He has observed that the chromosome number in the second metaphase plates varied from 15 to 20, and that chromosomes may be eliminated. Further, the pollen from triploids is said to be less good than that of diploid and tetraploid varieties. These observations have been confirmed and extended in the present paper. The same holds true for the observations of LONGLEY and CLARK 1930 that meiosis in diploid varieties of *Solanum tuberosum* is regular. One first and one second metaphase in polar view are reproduced. In certain triploid *Solanum* forms (*S. commersonii* and a hybrid between *S. fendleri* and *chacoense*), the same authors report the occurrence of bivalents and univalents but not of trivalents.

In the triploid *tuberosum* varieties investigated by me a high proportion of the chromosomes are united to trivalents at diakinesis and first metaphase. This indicates auto-triploidy. It is true that trivalent formation is not complete, but this is seldom the case even when the three genomes are unquestionably identical. In triploid tomato ($2n = 36$) LESLEY (1926) reports that 12 trivalents is the rule at diakinesis, but at metaphase there is one, or several, single chromosomes. JØRGENSEN (1928), on the contrary, finds that in triploid tomato 12 trivalents at diakinesis and metaphase are rare, and that sometimes only 2 or 3 are formed. In triploid *Datura* ($2n = 36$) trivalent formation is complete, according to BELLING and BLAKESLEE 1922, in triploid *Primula sinensis*, which has the same chromosome number, the number of trivalents varies from 7 to 12 (DARK 1931). Usually 2—5 univalents are present. According to DARLINGTON (1932, p. 118) trivalent formation is never complete in all nuclei, even in those cases where complete trivalent formation has previously been reported. As is now well-known the relative frequency of trivalents, bivalents and univalents is in the first line dependent on the frequency and nature of chiasmata. Plants in which the chiasmata are frequent and interstitial will show more trivalents than plants with a low number of terminal chiasmata, and within the same chromosome complement the small chromosomes will show a lower frequency of trivalents than the longer chromosomes. In *Solanum tuberosum* the number of chiasmata is evidently very low and only terminal chiasmata have been observed. At first metaphase the bivalents are united by one single terminal chiasma, both in the diploid

and triploid varieties examined. The trivalents are either of the triple chain type or Y-shaped with one terminal triple chiasma. The ring and rod type (the »frying pan») was seldom observed. In multivalents observed by MEURMAN and RANCKEN (1932) in tetraploid *S. tuberosum*, the chiasmata are also terminal. The fact that in spite of the low frequency of terminal chiasmata, a rather high proportion of trivalents is formed in the triploid *S. tuberosum* investigated, strongly indicates that this form is autotriploid. At any rate the three genomes must be rather similar. In tetraploid *tuberosum* MEURMAN and RANCKEN (1932), on the other hand, found one chromosome pair with satellites, which indicates differences between the four genomes.

In certain tetraploid *Solanum tuberosum* varieties, dyad-formation is frequent in the pollen (cf. BLEIER 1931, MEURMAN and RANCKEN 1932). The mechanism is formation of restitution nuclei and especially fusion of the second metaphase plates. This was also observed in the triploid form examined by me, though the frequency was relatively low. In triploid *S. nigrum* JØRGENSEN (1928) observed the same process, which seems to be very common in triploids in general. Breeding from the triploid may therefore result in progeny with a doubled chromosome number.

Especially through the work of the cytological school at the John Inne's Horticultural Institution, it has been shown that there are two different kinds of association of chromosomes: true association by means of chiasmata, and secondary association. Ordinary chromosome pairing results from exchange of chromatids at the prophase of meiosis, secondary pairing is due to a general »affinity» between different chromosomes and not to the persistence of actual connections. This affinity is probably of the same nature as the forces of attraction between homologous chromatids. — The theory of secondary association has recently been reviewed by LAWRENCE (1931 a, b, c). Secondary associations may be observed from first metaphase to second anaphase. In polar views of first metaphase this phenomenon may be difficult to distinguish from true multivalent formation. The criterion is comparison with diakinesis, the stage of the strongest repulsion. If the association is secondary, no association of the same order is observed at diakinesis, whereas true multivalents are connected by chiasmata at both diakinesis and first metaphase. According to LAWRENCE (1931 a) secondary association is especially characteristic of allopolyploids, true multivalent formation of autopolyploids. — In F_1 of a species cross the chromosomes of the two genomes A and A_1 are often more or less differentiated, but similar

enough to permit a loose pairing by means of chiasmata. After chromosome doubling, however, the true pairing will be autosyndetic $A-A$ and A_1-A_1 , but due to the similarity between A and A_1 , these chromosomes will still be attracted to each other. This attraction now results in secondary association. The degree of association may be taken as a measure of the similarity of the chromosomes. As in the allopolyploid the A and A_1 chromosomes will not ordinarily pair, they will have an opportunity of differentiation by means of gene mutations and structural changes. This will lessen the affinity between A and A_1 . Therefore LAWRENCE (1931 c) considers the degree of secondary association in an allopolyploid as a rough measure of the age of the species.

The observation of secondary association has led to other interesting conclusions. In *Pyrus* (DARLINGTON and MOFFETT 1930), as well as in the whole group of *Pomoideæ* (MOFFETT 1931), the basic number of chromosomes is 17. On account of the types of secondary association observed the authors conclude that 17 is a secondary basic number derived from the multiplication of certain chromosomes in a set of seven chromosomes. Thus, seven is the original basic number. The number seventeen represents a case of successful aneuploidy involving a doubling of the whole genome and more than doubling of certain chromosomes. On the basis of this secondary balance, new chromosome multiples of 17 have evolved. This theory has been criticised by CLAUSEN (1931) and SAX (1931), but has gained much in strength by the observations of MOFFETT (1931). Secondary association is common in the whole group of *Pomoideæ* and not restricted only to cultivated strains of *Pyrus*.

In *Dahlia* another probable case of successful aneuploidy has been studied by LAWRENCE (1929, 1931 b). *Dahlia Merckii* has $2n = 36$, related species have $2n = 32$ and *D. variabilis* $2n = 64$. *Dahlia Merckii* shows 18 bivalents at diakinesis, but at metaphase there is secondary association of a type which indicates that the number 36 has arisen from 32 by multiplication of certain chromosomes. In the other *Dahlia* species secondary association may also be observed. Though the lowest somatic chromosome number in *Dahlia* is now $2n = 32$ this secondary association indicates that ancestors, now extinct, with $2n = 16$, have existed (LAWRENCE 1931 b). Then 8 and not 16 is the basic number in *Dahlia*. From evidence in the literature, LAWRENCE (1931 a, pp. 374—375) infers that several other genera such as *Salix*, *Gossypium*, *Xanthium*, *Ficus*, and *Vitis* with high basic numbers are also secondary polyploids. This hypothesis is also extended to include the genus *Solanum* (1931 a, p. 369). In the drawings of LONGLEY and CLARK

(1930), LAWRENCE finds evidence of secondary association. »The drawings of metaphase in diploid species ($n = 12$) suggest that 6 was the original basic number of the Solanaceæ (cf. Fig. 1 d). Note the association of univalents in Fig. 6 a and b». In itself this evidence is a rather meagre basis for the hypothesis. The present investigation, however, has definitely shown that secondary association is characteristic, not only of tetraploid and triploid varieties, but also of diploid *Solanum tuberosum*.

It is well known that bad fixation may result in clumping and apparent association of chromosomes. The criteria that secondary association is not essentially an artefact, are the following (LAWRENCE 1931 a, p. 371). 1) The association is found to be constant in the best of fixations. 2) The average number of chromosomes per association and average frequency of each kind of association are characteristic for a given species (or polyploid variety) but vary from species to species. 3) At metaphase associated bivalents are seen to be similar in size and configuration.

The last mentioned criterion could not be used in *Solanum tuberosum*, as differences in size, in the number of chiasmata and in the position of attachments were not observed in this species. The other two criteria, however, are fulfilled, as is evident from the drawings and Tables 1—3. In the diploid variety there is almost exclusively association in groups of two, in addition to single chromosomes. In the triploid there is a definite new class of association, groups of three chromosomes, and in the tetraploid, groups of two, three and four are frequent. In tetraploid *tuberosum* MEURMAN and RANCKEN (1932) also state the occurrence of secondary association besides true multivalent formation. These authors, however, do not believe that secondary association takes place in diploid *Solanum*, and refer to the drawings of JØRGENSEN (1928) and of VILMORIN and SIMONET (1927). In addition to the drawings of LONGLEY and CLARK and my own observations, however, I may refer to RYBIN's paper (1930). Tafel VIII, fig. 5 shows a microphoto of a pollen mother cell from the diploid, wild *Solanum* species *chacoense* BITT. The chromosomes, at second metaphase (polar view), are associated in groups of two, just as in the diploid *tuberosum* variety investigated by me. The left metaphase plate of the photograph shows quite clearly three groups of two chromosomes, in the other plate of the same cell there are at least two groups of two. Tafel VIII, fig. 4 is a microphoto of a second metaphase from tetraploid *S. tuberosum*. Here also secondary association is evident.

Most observations on secondary association have been made on first metaphase plates. Where association at the second metaphase also has been noticed, it has been interpreted as a *persistance* through interkinesis of associations, brought about at pro-metaphase (LAWRENCE 1931 a and b). In a later paper, however, LAWRENCE (1931 c) finds that secondary association in *Cardamine pratensis* is more pronounced in metaphase II than in metaphase I and gives reasons why this is the case (l. c. p. 202). The chromosomes are now regarded as dispersed at interkinesis and brought together again by the aggregation at pro-metaphase II. This is no doubt the case in *Solanum tuberosum*. At interkinesis the chromosomes are seen to be widely separated (fig. 28), and there is no reason to assume that they are in any way connected. The occurrence of persistent connections is definitely impossible with regard to the triploid *Solanum tuberosum* variety studied. Groups of three chromosomes at metaphase II cannot here be caused by connections remaining from diakinesis. At the first division no higher associations than trivalents are formed, and not more than two members of each trivalent pass to the same pole. Thus, second metaphase plates in *Solanum* show only secondary association, whereas at first metaphase both primary and secondary association may occur and be difficult to distinguish.

Having regard to the increasing amount of evidence from other genera, and the sure demonstration of secondary association in diploid *Solanum* species, there is reason for assuming, as suggested by LAWRENCE, that the basic number in *Solanum* is lower than 12. It is true that no *Solanum* species now living are known to have less than twelve haploid chromosomes (cf. TISCHLER 1931) but other genera of the family have lower numbers, e. g. *Petunia* ($n=7$). It is also true that the maximum association hitherto observed in diploid *Solanum*, is 5 groups of 2 and 2 single chromosomes, but nevertheless it is more probable that 6 is the ultimate basic number than any other figure. Then, the somatic chromosome complement of the diploid may be written AAA_1A_1 . At second metaphase A and A_1 chromosomes attract each other. The somatic formula of the triploid variety studied may be $AAAA_1A_1A_1$. If a is one chromosome in the A set of six chromosomes, and a_1 one chromosome of A_1 , trivalents of the type $a-a-a$ and $a_1-a_1-a_1$ may be formed. As disjunction at anaphase I is generally of the type $2a-1a$, a varying number of a and a_1 chromosomes will be present at metaphase II. In two cases of four $1a+2a_1$ or $2a+1a_1$ will come together, in one case only $1a+1a_1$, and in the fourth case $2a$

and $2a_1$ chromosomes will be present in the same metaphase plate. As, further, secondary association is due to chance approach, it is conceivable that in the triploid, groups of two and three chromosomes will be more frequent than groups of four. From similar arguments the number of chromosomes associated at second metaphase in the tetraploid will on an average be higher than in the triploid. The actual observations are in agreement with this theory.

In tetraploid potato-varieties MEURMAN and RANCKEN (1932) have observed true multivalent associations of more than four chromosomes. To explain this, the authors assume that segmental interchange has occurred in the ancestry of the forms examined. The alternative possibility that the basic number in *Solanum* is six, and not twelve, is considered to be improbable, partly on account of the lack of octovalent groups. This lack, however, might be due to low chiasma frequency. On the other hand, true associations of more than three chromosomes were not observed in the triploid variety described in the present paper. Therefore the presumed low basic number in *Solanum*, as far as the evidence goes, does not result in true multivalent formation, but only causes an increased degree of secondary association.

VI. SUMMARY.

1) Pollen mother cells in diploid *Solanum tuberosum* show 12 bivalents at diakinesis and first metaphase. At second metaphase secondary association in groups of two is frequent (38 per cent. of the chromosomes).

2) Meiosis in triploid *Solanum tuberosum* is described. At diakinesis and first metaphase, a large proportion of the chromosomes form trivalents. As in the diploid, secondary association was observed at second metaphase. Besides groups of two chromosomes (27 per cent.) associations of three are common (21 per cent.).

3) Secondary association in a tetraploid variety was observed and analysed. Groups of two, three and four chromosomes are the most frequent associations.

4) The cytological results indicate that the original basic number in *Solanum* is 6 and not 12.

Svalöf, Cyto-Genetic Department of the Swedish Seed Association, November 1932.

LITERATURE CITED.

1. BELLING, J. and BLAKESLEE, A. F. 1922. The assortment of chromosomes in triploid *Daturas*. — Am. Nat., Vol. 56, pp. 339—346.
2. BLEIER, H. 1931. Untersuchungen über die Sterilität der Kartoffel. — Archiv für Pflanzenbau, B. 5, H. 3, pp. 545—560.
3. CLAUSEN, J. 1931. Cyto-genetic and taxonomic investigations on *Melanium violets*. — Hereditas XV, pp. 219—308.
4. DARK, S. O. S. 1931. Chromosome association in triploid *Primula sinensis*. — Journ. Genetics, Vol. 25, No. 1, pp. 91—95.
5. DARLINGTON, C. D. 1932. Recent advances in cytology. — London,
6. DARLINGTON, C. D. and MOFFETT, A. A. 1930. Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*. — Journ. Genetics, Vol. 22, pp. 130—151.
7. JØRGENSEN, C. A. 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. — Journ. Genetics, Vol. 19.
8. LAWRENCE, W. J. C. 1929. The genetics and cytology of *Dahlia* species. — Journ. Genetics, Vol. 21, pp. 125—158.
9. — 1931 a. The secondary association of chromosomes. — Cytologia, Vol. 2, No. 4, pp. 352—384.
10. — 1931 b. The genetics and cytology of *Dahlia variabilis*. — Journ. Genetics, Vol. 24, No. 3, pp. 257—306.
11. — 1931 c. The chromosome constitution of *Cardamine pratensis* and *Verbas-cum phoeniceum*. — Genetica XIII, pp. 183—208.
12. LESLEY, M. M. 1926. Maturation in diploid and triploid tomatoes. — Genetics 11, pp. 267—279.
13. LESLEY, J. W. 1928. A cytological and genetical study of progenies of triploid tomatoes. — Genetics, Vol. 13, pp. 1—43.
14. LONGLEY, A. E. and CLARK, C. F. 1930. Chromosome behaviour and pollen production in the potato. — Journ. Agricult. Research, Vol. 41, No. 12, pp. 867—888.
15. MEURMAN, O. und RANCKEN, G. 1932. Untersuchungen über die Chromosomen-verhältnisse bei kultivierten Kartoffelsorten (*Solanum tuberosum* L.). — Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Biologicae III. 20.
16. MOFFETT, A. A. 1931. The chromosome constitution of the *Pomoideae*. — Proceed. Royal Soc., B, Vol. 108, pp. 423—446.
17. MÜNTZING, A. 1930. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis* with special reference to the nature and inheritance of partial sterility. — Hereditas XIII, pp. 185—341.
18. — 1933. Apomictic and sexual seed formation in *Poa*. — Hereditas XVII, pp. 131—154.
19. RYBÍN, W. A. 1930. Karyologische Untersuchungen an einigen wilden und einheimischen kultivierten Kartoffeln Amerikas. — Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre. B. 53, pp. 313—354.
20. SAX, K. 1931. The origin and relationship of the *Pomoideae*. — Journ. of the Arnold Arboretum, Vol. XII, pp. 1—22.
21. TISCHLER, G. 1931. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabulae biologicae periodicae, Bd. I, pp. 109—226.

-
22. VILMORIN, R. et SIMONET, M. 1927. Recherches sur le nombre des chromosomes chez les *Solanées*. — Verhandl. des V. int. Kongr. f. Vererb.-wissenschaft, Berlin 1927.

CONTENTS.

I. Introduction	223
II. Diploid <i>S. tuberosum</i>	225
III. Triploid <i>S. tuberosum</i>	228
IV. Secondary association in tetraploid <i>S. tuberosum</i>	236
V. Discussion	238
VI. Summary	243
Literature cited	244

BEITRÄGE ZUR POLYPLOIDIE DER UMBELLIFEREN

VON ARTUR HÅKANSSON

LUND

(Vorläufige Mitteilung)

DIE Familie *Umbelliferae* wurde lange Zeit von den Karyologen vernachlässigt; erst in den letzten Jahren sind die Chromosomen einer Anzahl von Arten studiert worden. Von ungefähr 90 Umbelliferen, also $\frac{1}{30}$ der Gesamtzahl der Arten, kennen wir jetzt die Chromosomenzahl. WANSCHER hat neulich eine Liste über sämtliche bisher gefundenen Zahlen publiziert (WANSCHER 1932).

Die Untersuchungen haben ergeben, dass die haploide Zahl 11 in der Familie sehr häufig ist. Bisweilen sind kleinere Zahlen gefunden, wie 10 (*Carum carvi*), 9 (*Pimpinella*-, *Anthriscus*-Arten), 8 (*Bupleurum*-, *Eryngium*-Arten), 7 (*Astrantia*-Arten), schliesslich 6 (*Caucalis leptophylla*). Ausser diesen monoploiden Chromosomenzahlen sind aber auch polyploide Zahlen in den *Umbelliferae* gefunden. *Aegopodium podagraria* und *Molopospermum cicutarium* haben haploid 22 Chromosomen, und in der Gattung *Hydrocotyle* sind die bisher untersuchten Arten polyploid, wobei die Grundzahl 12 zu sein scheint.

Aber auch innerhalb derselben Art ist schon eine polyploide Reihe gefunden worden, nämlich in *Cicuta virosa*. OGAWA (1929) zählte haploid 11 Chromosomen. MELDERIS (1930) fand zwar in Pflanzen aus dem Botanischen Garten zu Riga dieselbe Zahl, in Lettland wildwachsende Pflanzen hatten aber 22 Chromosomen, und er unterscheidet deshalb eine var. *univalens* und eine var. *bivalens* von *Cicuta virosa*.

Ich habe im Verlauf der Jahre die Chromosomen von recht vielen Umbelliferen studiert (über die Embryologie dieser Familie siehe HÅKANSSON 1923). Ich habe auch gefunden, dass die weitaus häufigste Chromosomenzahl 11 ist, niedrigere wie auch polyploide Zahlen kommen auch vor. So fand ich in einer grosswüchsigen *Astrantia* haploid 14 Chromosomen, in ein paar anderen Formen wie andere Forscher 7 Chromosomen. Hier soll aber nur über die Befunde in *Pimpinella saxifraga* (L.) HUDSON berichtet werden.

Betreffs dieser Art ist Folgendes hervorzuheben. Sie ist oft *P. magna* sehr ähnlich. Die letztere ist doch durch deutliche Hauptrippen an der

reifen Frucht und zugespitzte Teilabschnitte der Blätter von *P. saxifraga* verschieden. Ökologisch unterscheidet sich *P. saxifraga* durch ihre Bevorzugung von trockeneren Lokalen, ihre Ausbreitung und Häufigkeit ist in Schweden weit bedeutender. *P. major* ist schon ziemlich variabel, eine sehr grosse Variation trifft man aber in *P. saxifraga*, diese ist teils mit der in *major* parallel, teils geht sie weiter (über die Variabilität von *Pimpinella saxifraga* siehe in erster Linie THELLUNG in HEGI's Flora, auch PETERSEN 1921). Verschiedenheiten sind vorhanden in bezug auf die Höhe der Pflanzen, die Form der Blätter, die Behaarung, die Farbe der Kronblätter usw.

Die meisten Formen von *P. saxifraga* haben aber offenbar nur einen sehr geringen systematischen Wert. Einige sind aber mehr ausgeprägt. *P. saxifraga nigra* wird von THELLUNG als Subspezies aufgefasst und ist bisweilen sogar als eigene Art betrachtet worden. Sie zeichnet sich durch die Eigentümlichkeit aus, dass eine Schnittfläche der Wurzel sich blau färbt, auch ist der ganze Stengel mit langen Haaren bekleidet, sodass er graulich erscheint. Diese Subspezies hat eine mehr kontinentale Verbreitung (bei uns in Götaland). Als eine zweite Subspezies wird von THELLUNG *P. saxifraga alpestris*, ganz glatt und in den Gebirgen von Zentraleuropa und am Balkan vorkommend, angesehen. Die übrigen Formen werden als *P. saxifraga* subsp. *Eu-saxifraga* THELLUNG zusammengefasst. Bei uns in Schweden haben wir also *Eu-saxifraga* und *nigra*, die erstgenannte ist weit gewöhnlicher und geht weiter nach Norden.

Die Chromosomen von vier *Pimpinella*-Arten sind früher gezählt worden. *P. anisum*, *peregrina*, *major* und *saxifraga* hatten alle haploid 9 Chromosomen (SCHULZ-GAEBEL 1930).

Meine Untersuchungen über *P. saxifraga* sind noch wenig eingehend, was aber meist darauf beruht, dass die gemachten Fixierungen nicht gut sind. Von *P. saxifraga* subsp. *nigra* stammte das untersuchte Material aus der Gegend der Stadt Kalmar. Die haploide Chromosomenzahl war hier 9, also wie SCHULZ-GAEBEL in der Gattung gefunden hat.

Von der Subspezies *Eu-Saxifraga* wurden Fixierungen von zahlreichen Pflanzen gemacht. Diese Pflanzen wuchsen alle innerhalb eines Bezirks mit einem Durchmesser von höchstens 400 Meter im nördlichen Blekinge. Pflanzengeographisch war das Fixierungsgebiet ein Mikrokosmos, in dem Material von sehr verschiedenen Typen *Eu-saxifraga* gesammelt werden konnte. So wurden früh- wie spätblühende Pflanzen untersucht, kleine wie auch recht hochwüchsige Pflanzen, Pflanzen mit sehr verschiedener Blattform, nämlich mit wenig geteilten

Blättern (»*latifolia*»-Typus von PETERSEN), mit schmalen Blattsegmenten (»*dissecta*»-Typen) wie auch mehr intermediären Blättern, schliesslich einige recht *nigra*-ähnliche Pflanzen mit rosa Blüten, die sich aber von typischer *nigra* darin unterschieden, dass ihre Wurzel sich an der Luft nicht verfärbte. Es konnten aber keine zytologischen Verschiedenheiten zwischen diesen Pflanzen konstatiert werden. Die Chromosomenzahl war hier immer verdoppelt; sie waren mit den früher erwähnten Typen verglichen tetraploid.

Die Reifeteilungen bei diesen tetraploiden Pimpinellen sehen recht unregelmässig aus. In der ersten Metaphase liegen oft univalente wie auch bivalente Chromosomen ausserhalb der Kernplatte, in der übrigen die Chromosomen oft nicht in derselben Höhe geordnet sind. In der ersten Anaphase sind oft einige Chromosomen verzögert. Am Ende der Anaphase sind die Chromosomen sehr oft geteilt, sodass eine vermehrte Anzahl in den Platten zu beobachten sind. Bisweilen war die Chromosomenaufteilung zu Beginn der Telophase sehr weitgehend, sodass in jeder Chromosomengruppe eine verdoppelte oder eine vierfache Anzahl von Einheiten zu sehen waren. In der zweiten Reifeteilung waren auch gewisse Abweichungen, z. B. Teilungen der Chromosomen schon in der Metaphase, sodass eine vermehrte Zahl in den Platten vorhanden war.

In der Diakinese und Metaphase der ersten Reifeteilung hatte die Chromosomenkonjugation oft nur Bivalente gegeben. Oft konnten aber multivalente Chromosomen beobachtet werden, wenn auch meistens die Anzahl der Multivalente in einer Pollenmutterzelle gering war. Es kamen also bisweilen Quadrivalente vor, wie auch Tri- und Univalente.

ZITIERTE LITERATUR.

1. HÅKANSSON, A. 1923. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. — Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, Bd. 18.
 2. MELDERIS, A. 1930. Chromosome numbers in *Umbelliferae*. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis 5.
 3. OGAWA, K. 1929. Pollen mother cells in *Torilis Anthriscus* and *Peucedanum japonicum*. — Mem. coll. Sc., Kyoto, Ser. B, IV, No. 3.
 4. PETERSEN, H. E. 1921. Nogle Studier over *Pimpinella saxifraga* L. — Botanisk Tidsskr. 37.
 5. SCHULZ-GAEBEL, H.-H. 1930. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Studien an der Umbelliferen-Unterfamilie der Apioiden. — Beitr. z. Biologie d. Pflanzen 18.
 6. THELLUNG, A. 1925. In Illustrierte Flora von Mittel-Europa von G. HEGI.
 7. WANSCHER, J. H. 1932. Studies of the chromosome numbers of the *Umbelliferae*. II. — Botanisk Tidsskr. 42.
-

ZUR GENETIK VON PHASEOLUS VULGARIS

VI. VIERTER BEITRAG ZUR VERERBUNG DER TESTAFARBE

VON HERBERT LAMPRECHT

SAATZUCHTANSTALT WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

(With a summary in English)

ÜBER die Vererbung der Testafarbe bei *Phaseolus vulgaris* sind von mir bisher drei Arbeiten veröffentlicht worden, die zusammen 55 verschiedene Genotypen, 17 verschiedenen Farben entsprechend, klargelegt haben. Wie in der ersten dieser Arbeiten (LAMPRECHT 1932 a) hervorgehoben worden ist, haben die früher auf diesem Gebiete erschienenen Abhandlungen, etwa 35 an der Zahl, hier wenig Klarheit geschaffen. Die Ursache hierfür war hauptsächlich in dem Umstande zu suchen, dass die Resultate der einzelnen Forscher nicht zueinander in Beziehung gebracht werden konnten. Dies beruhte seinerseits darauf, dass die Bezeichnung bzw. Beschreibung der verschiedenen Testafarben — angesichts der grossen Anzahl derselben — im allgemeinen ganz unzulänglich gewesen ist um von späteren Untersuchern mit Sicherheit identifiziert werden zu können. Ein Hindernis für weitere Fortschritte lag auch darin, dass man die Wirkung der einzelnen Farbgene zusammen mit dem Grundfaktor für die Ausbildung der Testafarbe und überdies auch die Wirkung des letzteren allein nicht kannte.

Hier soll einleitend eine kurze Orientierung über die genotypischen Grundlagen für die Vererbung der Testafarben gegeben werden, soweit ich diese bisher überblicken kann. Hierbei werden zum Teil auch noch nicht veröffentlichte Kreuzungsergebnisse benutzt.

Die Ausbildung jeder Testafarbe ist bei *Phaseolus vulgaris* von der Anwesenheit eines Grundgens *P* in dominanter Form abhängig. Wir können uns vorstellen, dass die dominante Form dieses Gens die Ausbildung einer organischen Verbindung in der Samenschale verursacht, die, selbst farblos, durch Einführung verschiedener chemischer Radikale, verursacht durch die übrigen Farbgene, in die verschiedenen Testafarben verwandelt wird. Ist das Grundgen für Testafarbe in rezessiver Form, *p*, vorhanden, kann es niemals zur Ausbildung von Farbe kommen. Für letzteres sprechen sämtliche bisher vorliegenden Resultate. Dass das Grundgen in dominanter Form, *P*, allein ohne andere Farb-

gene gleichfalls keine Farbe der Testa verursacht, ist dagegen erst durch meine Untersuchungen sicher festgestellt worden.

Ausser dem genannten Grundgen bestehen sechs verschiedene Gene, die Farbgene genannt werden können, und von denen jedes für sich allein in dominanter Form zusammen mit dem Grundgen eine bestimmte Testafarbe verursacht. In rezessiver Form sind sämtliche diese sechs Gene ohne wahrnehmbaren Einfluss auf die Testafarbe. Bohnensamen mit dem Grundgen *P* und irgendwelchen Kombinationen dieser sechs Gene in rezessiver Form sind demnach Reinweiss. In dominanter Form haben diese sechs Gene bei gleichzeitiger Anwesenheit von *P* folgende Farbenwirkungen. In bezug auf die Farbenbezeichnungen verweise ich auf meine früher erschienenen sowie auf die vorliegende Arbeit.

C. — Dieses Gen verursacht zusammen mit *P* die Testafarbe *Geschwefeltes Weiss*, wobei der Hilumring ungefärbt (Reinweiss) verbleibt. Erwähnt soll werden, dass die Testa bei Anwesenheit von nur *C* ein deutlich matteres Aussehen hat als z. B. für das Gen *J* charakteristisch ist.

J. — Dieses Gen bedingt im Verein mit *P* die Testafarbe *Rohseidengelb*. Gleichzeitig verursacht dieses Gen eine gelbbraune, Hell- bis Dunkelbister Färbung des Hilumrandes. Alle mir bekannten Bohnenrassen bzw. -linien, die in irgendwelchen Kombinationen das Gen *J* enthalten, zeigen eine stark glänzende Testa.

G. — Dieses Gen verursacht zusammen mit *P* eine blassgelbliche Färbung der Testa. Die Bezeichnung dieser Testafarbe ist eine vorläufige. Kreuzungen, in denen eine Ausspaltung des Genotypus *PP GG* stattfindet, sollen in kurzem veröffentlicht werden. *G* bedingt ausser der genannten Färbung der Testa auch eine gelbbraune Färbung des Hilumrandes, ähnlich der von *J* verursachten. Samen mit *PP GG* haben nicht den starken durch *J* bedingten Glanz.

B. — Die durch dieses Gen zusammen mit *P* verursachte Testafarbe ist *Veilchenartig Weiss*. Diese helle Farbe hat nicht die vollkommene Gleichmässigkeit von *Geschwefeltes Weiss* oder *Rohseidengelb* sondern erscheint in feinen dichtliegenden Pünktchen auf die Testa verteilt. Samen mit der Testafarbe *Veilchenartig Weiss* haben stets gelbbraun gefärbten Hilumrand. Auch *B* verursacht nicht gleich hohen Glanz der Testa wie *J*.

V. — Die Testa von Samen der Formel *PP VV* zeigen eine eigentümliche und — soweit ich bisher gefunden habe — immer stark ungleichmässige Färbung. An den Stellen der Testa wo diese Farbe am stärksten ausgebildet ist entspricht ihr am ehesten die Bezeichnung *Glaucous*-

Gray der Farbenarbeit von RIDGWAY (1912). Ich will sie als *Glaucescens* bezeichnen. Typisch ausgebildet ist diese Farbe in der Regel nur um und seitlich der Caruncula, etwas schwächer oder auch fast gleich stark an der Mikropyle. An den Längsseiten des Hilums ist die Färbung heller und nimmt dann allgemein gegen die dem Hilum gegenüberliegende Seite des Samens wolkig ungleichmässig ab. An letzterer Stelle ist die Farbe fast weiss, nur sehr schwach grünlich grau. Der Gesamteindruck ist ein recht helles Blaugrünlichgrau. Das Gen *V* verursacht keine Färbung des Hilumrandes, dieser ist also Reinweiss. Samen der Formel *PP VV* haben hohen Glanz.

R. — Dieses Gen verursacht zusammen mit *P* eine hellrosa Färbung der Testa. Die Bezeichnung dieser Testafarbe ist eine vorläufige. *R* bedingt keine Färbung des Hilumrandes, dieser ist also in Samen der Formel *PP RR* Reinweiss. Soweit ich bisher sehen kann bedingt *R* keinen so hohen Glanz der Testa wie *J*.

Die oben kurz besprochenen sechs Gene, *C*, *J*, *G*, *B*, *V* und *R*, verursachen also je für sich zusammen mit dem Grundgen *P* eine bestimmte, stets sehr helle Farbe. In bezug auf die Kombinationen dieser Gene sei hervorgehoben, dass fast sämtliche von diesen zur Ausbildung von verschiedenen Testafarben führen. Ich kenne bisher nur eine einzige Ausnahme, nämlich die Genotypen *PP CC JJ GG BB VV rr* und *PP CC JJ gg BB VV rr*, die beide reinschwarze Testafarbe verursachen (siehe LAMPRECHT 1932 a). Wahrscheinlich zeigen die beiden Genotypen, die überdies noch *R* in dominanter Form enthalten, gleichfalls schwarze Testafarbe. Der Beweis hierfür ist jedoch noch zu erbringen. Die verschiedenen Kombinationen der genannten sechs Gene verursachen meistens mehr oder weniger dunklere Töne als einer reinen Mischung der jedem dieser Gene (zusammen mit *P*) entsprechenden Farben zukommen würde. Hier bestehen insofern keine bestimmten Regeln, als etwa dem Hinzukommen eines bestimmten Gens zu irgendwelchen anderen Kombinationen eine bestimmte Wirkung entsprechen sollte. Es kommt hierbei stets auf die Kombination in ihrer Gänze an, welche Farbe erzielt wird.

Aus der obigen kurzen Charakteristik der Wirkung der sechs Farbgene geht hervor, dass drei von diesen, nämlich *J*, *G* und *B*, stets gleichzeitig mit einer bestimmten Testafarbe eine gelbbraune Färbung des Hilumrandes verursachen. Bei den übrigen drei Genen *C*, *V* und *R* bleibt der Hilumrand Reinweiss. Dies gilt, soweit bisher festgestellt werden können, auch für sämtliche Kombinationen dieser Faktoren, d. h. sobald einer der drei Faktoren *J*, *G* oder *B* in dominanter Form

anwesend ist, findet man den Hilumrand gefärbt, und umgekehrt, wenn diese drei Gene in rezessiver Form vorhanden sind, zeigen alle übrigen Kombinationen reinweissen Hilumrand. Ein besonderes Gen, das die Färbung des Hilumrandes ohne gleichzeitige Beeinflussung der Testafarbe verursacht, hat also bisher nicht festgestellt werden können.

Parallel mit der eben erwähnten Färbung des Hilumrandes geht auch eine Färbung der Nabelwarze, der Caruncula. Hier scheint es jedoch gewisse Ausnahmen zu geben, insofern als mir Linien mit reinweisser Testa bekannt sind, bei denen die Caruncula mehr oder weniger dunkelbraun gefärbt ist.

In bezug auf den Glanz der Testa sei hervorgehoben, dass sich namentlich das Gen *J* durch Verursachung eines hohen Glanzes der Testa auszeichnet. Diese Wirkung scheint sich auch in allen Kombinationen von *J* mit anderen Farbgenen geltend zu machen.

Die oben erwähnten Farbenwirkungen der sechs Gene gelten bei Homozygotie. Welche Erscheinungen sind nun bei Heterozygotie dieser sechs Gene und ihrer verschiedenen Kombinationen zu beobachten? Hier nimmt das Gen *C* eine scharf begrenzte Sonderstellung ein. In zahlreichen Kreuzungen mit vielen Tausenden von Nachkommen in F_2 , F_3 und F_4 hat sich nämlich herausgestellt, dass alle bisher untersuchten Genotypen, die in bezug auf *C* heterozygot gewesen sind, marmorierte Testa gehabt haben. Samen mit dieser Marmorierung geben also niemals konstante Nachkommen. Im einfachsten Falle, nämlich bei der Konstitution *PP Cc*, wird die Spaltung 1 Weiss : 2 Geschwefeltes Weiss/Reinweiss marmoriert : 1 Geschwefeltes Weiss erhalten. Als ganz allgemein gültige Regel hat sich ergeben, dass die dunklere Farbe solcher marmorierten Samen dem Genotypus mit *C*, die hellere demjenigen mit *c* entspricht. Diese Marmorierung, die ich als Heterozygotmarmorierung bezeichnen will, hat nichts mit den übrigen drei Marmorierungen von *Ph. vulgaris* zu tun, die durch besondere Marmorierungsgene bedingt werden, und daher konstant marmorierte Nachkommen geben können.

Eine der Heterozygotie von *C* entsprechende Marmorierung hat für keines der übrigen fünf Gene konstatiert werden können. Für einzelne Kombinationen mit *R* hat allerdings eine gewisse Fleckigkeit, einer Marmorierung recht ähnlich, festgestellt werden können, doch erstreckt sich diese nur über einen gewissen Teil der Testa, ausgehend vom Hilumrand. Sämtliche Kombinationen der Gene *J*, *G*, *B* und *V* im homo- und heterozygoten Zustande haben einfarbige Testa und dasselbe gilt für alle Kombinationen dieser vier Gene mit *C* im homozygoten Zustande. In allen eben genannten Kombinationen herrscht — mit einer einzigen

Ausnahme — vollkommene Dominanz, soweit dies mit dem blossen Auge beurteilt werden kann. Die einzige konstatierte Ausnahme betrifft den Genotypus *PP CC JJ gg Bb Vv*, der anstatt Schwarz in der Regel Dunkles Chromgrün verursacht (s. LAMPRECHT 1932 a, S. 181 u. 187).

Die verschiedenen Kombinationen mit *R* verursachen meistens Testafarben, die einen Einschlag von Rot erkennen oder vermuten lassen. Immer ist dies aber keineswegs der Fall, was ich früher vermutet hatte. Sowohl gewisse Genotypen mit wie ohne *R* können violette, bläuliche und grauliche Töne bedingen. Irgendwelche Gene, die eine Ausbildung von zwei verschiedenen Farbenserien verursachen (eine Gelb—Schwarz-Serie und eine Rot-Serie), wie dies SHAW und NORTON (1918) angenommen haben, hat nicht festgestellt werden können.

Ausser den nun besprochenen sechs Farbgenen wurden zwei Gene festgestellt, die die durch gewisse Konstitutionen bedingte Testafarbe verändern können. Zusammen mit dem Grundgen *P* allein haben diese beiden Gene keine Farbwirkung. Die durch das Gen *C* bedingte Farbe Geschwefeltes Weiss wird durch das eine dieser Gene, *Vir*, in Russgrün umgewandelt, durch das andere Gen, *Och*, in Gelblich Weiss. Beide diese Gene beeinflussen auch den Genotypus *PP CC jj gg BB vv rr* in ähnlicher Weise. Bisher hat sich herausgestellt, dass diese beiden Gene in allen Kombinationen mit *J* ohne oder wenigstens nur von sehr geringem Einfluss auf die Testafarbe sind. Handelt es sich um einen geringeren Einfluss, so ist man auf Grund der Modifizierbarkeit der Testafarbe durch Milieufaktoren nicht sicher ob es sich wirklich um einen genotypischen Einfluss handelt. Das Gen *Vir* wird in vorliegender Arbeit eingehender behandelt. Die Wirkung des Gens *Och* (von *ochraceus*) scheint mit dem von mir früher angenommenen zweiten Gen *mia* für die Ausbildung eines Mikropylenstreifens identisch zu sein (siehe LAMPRECHT 1932 c, S. 17). Für die Realisierung der Wirkung von *Och* soll laut genannter Arbeit die Anwesenheit eines weiteren Gens, entweder *Ca* oder *mi*, erforderlich sein.

Soweit ich auf Grund meines bisherigen Kreuzungsmaterials — etwa 150,000 Individuen in F_2 , F_3 und F_4 sowie ca. 15,000 Nachkommen von spontanen Kreuzungen — beurteilen kann, lassen sich alle Testafarben durch die vorhin kurz charakterisierten neun Genpaare erklären. Diese sind ein Grundgen, *P*, dessen dominante Form Bedingung für jede Ausbildung von Farbe ist, sechs Farbgene *C*, *J*, *G*, *B*, *V* und *R*, die je für sich zusammen mit *P* sowie auch in praktisch genommen allen Kombinationen verschiedene Testafarben verursachen und schliesslich zwei Modifikationsgene, *Vir* und *Och*, die gewissen Genotypen zukom-

menden Farben verändern. Diese neun Genpaare bedingen zusammen etwa 80 ein- und ganzfarbig gefärbte Typen, sowie etwa halb so viele (ca. 40) heterozygotisch marmorierte (*Cc*). Hierbei verbleibt die in gewissen Kombinationen mit *R* auftretende, teilweise Marmorierung unberücksichtigt.

Ausser den oben angeführten 9 Genpaaren für Testafarbe gibt es noch eine ganze Reihe von solchen, die verschiedene Marmorierung, Farbenverteilung mit weissen Stellen und andere verschiedene Zeichnungen der Testa verursachen. Bisher kenne ich 18 solche. Auf diese soll hier nicht näher eingegangen werden.

In der vorliegenden Arbeit sollen die Ergebnisse von vier Kreuzungen mitgeteilt werden, die eine Reihe weiterer Testafarben in ihren Beziehungen zur genotypischen Konstitution klarlegen.

HIER SPALTENDE FARBEN UND ZEICHNUNGEN DER TESTA.

Die Beurteilung der Testafarben erfolgte stets an neu geernteten und gut ausgereiften Samen. Bisher wurden hierbei folgende drei Farbenarbeiten benutzt:

1. Répertoire de Couleurs publié par la Société française des Chrysanthémistes et RENÉ OBERTHUR, 1905. (Unten abgekürzt zu RC).

2. KLINCKSIECK et VALETTE, Code des Couleurs, Paris 1908. (Unten abgekürzt zu CC).

3. Farbentafeln nach OSTWALD, bearbeitet von der Deutschen Werkstelle für Farbkunde. Ernst Benary, Erfurt. (Unten abgekürzt zu FT).

Von nun an soll noch eine vierte Arbeit, namentlich mit Rücksicht auf die englischsprechende Welt benutzt werden:

4. Color Standards and Nomenclatur by ROBERT RIDGWAY, Washington 1912. (Unten abgekürzt zu CS).

Jede dieser vier Arbeiten hat gewisse Nachteile. Meistens fehlen einzelne Farbentöne. Am besten systematisch durchgeführt ist die letztgenannte Arbeit, doch ist sie in gewissen Farbengebieten nicht gut funktionalistisch ausgearbeitet, d. h. der Schritt von einem zum nächsten Farbenton kann bisweilen so gross sein, dass man leicht 3—4 oder mehrere deutlich verschiedene Zwischentöne einschalten könnte, während dies in anderen Fällen nicht der Fall ist. Unter Benützung der Arbeiten 1 und 4 zusammen scheint jedoch mit Hinsicht auf die Testafarbe stets eine gute Charakterisierung möglich zu sein. Testafarben,

die von mir schon früher näher charakterisiert worden sind, werden unten, wenn nicht ergänzende Angaben notwendig erscheinen, nur mit einem kurzen Hinweis auf die oben zitierten Farbenarbeiten angeführt.

Reinweiss (Blanc pur, Pure white), RC 1.

Geschwefeltes Weiss (Blanc soufré, Sulphury white), RC 14/3—4, CC 221—203 C, FT 1 ca — 1 ea. CS: typische Farbe Primrose Yellow, Pl. XXX, 23" d, Variation von Reed Yellow Pl. XXX, 23" b bis 23" e. Samen mit der Testafarbe Geschwefeltes Weiss haben in der Regel nur schwachen Glanz.

Ambraweiss (Bernsteinweiss, Blanc Ambré, Ambre, Amber white, Succinum), RC 12/3—4, CC annähernd 246—178 D, FT weniger gut wiedergegeben, am ehesten 1,5 ec — 2 ec. Im CS entspricht diese Farbe einer Zwischenfarbe zwischen Colonial Buff und Ivory Yellow, Pl. XXX, 21" e. Bei gut ausgereiften Samen variiert die Farbe nur unbedeutend. Samen mit der Testafarbe Ambraweiss haben stets hell Bister Hilumrand. Im CS entspricht diese Farbe am besten Ochraceous—Orange, Pl. XV, 15'. Die Caruncula hat dunklere braune Farbe, etwa Russet, CS Pl. XV, 13' k. Ambraweiss hat sich bei einjährigem Aufbewahren nur wenig verändert. Möglicherweise sind die Samen etwas dunkler geworden. — Diese Farbe ist leicht mit hellen Tönen von Schamois zu verwechseln. Beim erstmaligen Ausspalten von Samen mit dieser Farbe wurden sie auch von mir als Schamois klassifiziert, doch wurde mehrmals vermerkt, dass sie besonders helles und mattes Aussehen zeigten (siehe weiter unten Kreuzung VI und XLVIII).

Rohseidengelb (Chair saumoné, Pale Ecu), RC 66/1—4, CC 128 D (—146), FT 3,5 ec. Im CS entspricht die Farbe folgenden Tönen: Cartridge Buff, Pl. XXX, 19" f und Pale Pinkish Buff, Pl. XXIX, 17" f.

Veilchenartig Weiss (Blanc violacé, Violettfarbig Weiss, Purplish tinted white), RC 6/2—4, typischer Ton 6/3, CC 103 A und heller, FT weniger gut wiedergegeben, 4,5 ca — 5 ca und heller. Im CS ist diese Farbe nicht reproduziert, sie liegt zwischen Pale Pinkish Cinnamon, Pl. XXIX, 15" f und Weiss. Bei näherer Betrachtung der Testa erscheint diese Farbe in der Form von feinen dichtliegenden Pünktchen und Fleckchen verteilt (siehe Fig. 1). Die Variation dieser Farbe ist eine ziemlich geringe, zuweilen kommen noch etwas hellere Samen als den oben angegebenen Farbentypen entspricht vor, im RC etwa bis 6/1. Bei längerem Aufbewahren dunkelt diese Farbe etwas nach. Hilumrand stets hell Bister. Caruncula dunkler Braun.

Schamois (Chamois, Shamois), RC 325/1—2 bis zu RC 17/2 und 21/2. CC 171, 153 D—196, FT 2,5 gc bis FT 4 gc und 2 ic. Im CS ent-

sprechen dieser Farbe: häufigster Ton Cream Color, XVI, 19' f — Naples Yellow, XVI, 19' d, die stärker gelben Nuancen variieren von Amber Yellow, XVI, 21' b bis zu (seltener) Strontian Yellow, XVI, 23'. Ältere Samen, bzw. unter ungünstigen Verhältnissen ausgereifte entsprechen im CS Chamois, XXX, 19'' b bis Cinnamon-Buff, XXIX, 17'' b und sogar (sehr alte Samen) Cinnamon, XXX, 15''. Es erfordert einige Übung um die hellsten Töne von Schamois sicher von Ambraweiss unterscheiden zu können. Hierbei kommt ausser der Farbenhelle namentlich die Mattigkeit der Testa zugute.

Maisgelb, dunkel (Jaune Maïs, Maize Yellow), RC 36/4 und dunkler; bisweilen kommen Übergänge bis zu hell Bister, RC 328/1 vor. Im CC schlecht wiedergegeben; am nächsten kommt 161, Maisgelb hat jedoch einen stärkeren Stich ins Bräunliche. FT 3 la — 3,5 la und dunkler bis

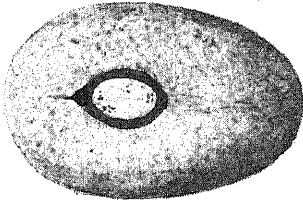


Fig. 1. Samen mit der Testafarbe Veilchenartig Weiss mit hell Bister Hilumrand. Diese helle Farbe erscheint auf der Testa in der Form von feinen dichtliegenden Pünktchen und Fleckchen verteilt.

4 pc. Im CS am nächsten Antimony Yellow, XV, 17' b, dunklere Töne bis XV, 17' a. Bei längerem Verwahren dunkeln die Samen dieser Farbe nach, bis zu hell Bister RC 328/1. In gewissen Kreuzungen erforderte es recht viel Übung um Maisgelb mit Sicherheit von hell Bister unterscheiden zu können, in anderen bereitet dies dagegen keine Schwierigkeiten. Dies deutet darauf hin, dass es wahrscheinlich Gene gibt, die einen gewissen — wenn auch schwachen — Einfluss auf diese Testafarbe haben. Hilumrand Bister—dunkel Bister.

Bister (Bistre), RC 328/1—2, CC 152, mitunter etwas heller, selten etwas dunkler gegen CC 128, FT 4,5 pe — 4,5 re. Alte Samen RC 328/4 — RC 308/1—3. Typische Samen entsprechen im CS am besten Raw Sienna, III, 17 i. Alte Samen CS Amber Brown, III, 13 k. Hilumrand dunkelbister—Kastanienbraun.

Havannabraun (Brun Hayane, Snuff Brown), RC 303/1—2, hellste Samen bis Kittfarbig dunkel, RC 311/4. CC am ehesten 162, jedoch schlecht wiedergegeben, FT 4,5 ge — 4,5 ie. Ältere Samen 303/3. Im CS ist die typische Farbe schlecht wiedergegeben, sie liegt zwischen Wood brown, XL, 17''' und Dark Olive Buff XL, 21''' bis zu (heller) 17''' a — 21''' a. Die häufig vorkommenden Lila Töne entsprechen am ehesten Light Drab, XLVI, 17''' b. Hilumrand etwa dunkel Umbra.

Russgrün (Vert bistré, Bistre green), RC 296/1—4. Diese Testafarbe zeigt nicht selten ziemlich starke Variation in bezug auf die Stärke

des Tones. Im RC wird diese Farbe nicht als Russgrün sondern als Russbraun bezeichnet. In den 4 anderen angeführten Sprachen wird sie dagegen als Grün bezeichnet. Da der Farbenton tatsächlich Grün viel näher steht als Braun, verwende ich hier die Bezeichnung Russgrün. CC 179 und heller. FT 3 lg — 3,5 pl. CS Olive Lake, XVI, 21' i — Buffy Citrine XVI, 19' k. Hilumrand Reinweiss (selten schwach gelblich). Charakteristisch ist für diese Samen in der Regel, dass man in der Nähe des Hilumrandes eine Andeutung zu beginnender Heterozygotmarmorierung wahrnehmen kann (siehe Fig. 2), die hier jedoch nichts mit Heterozygotie in einem Farbgen zu tun hat. Zwischen Russgrün und Mattmünzbronze bestehen alle Übergänge und es lässt sich im Farbenton selbst keine scharfe Grenze zwischen diesen angeben. Das Unterscheiden dieser beiden Testafarben stösst aber trotzdem auf keinerlei Schwierigkeiten, da Russgrün weissen Hilumrand, Mattmünzbronze dagegen Bister Hilumrand hat.

Mattmünzbronze. Hellere Töne dieser Farbe sind identisch mit Russgrün dunkel, RC 296/3—4, dunklere variieren bis zu Münzbronze, RC 298/1—2. Typische Samen stehen indessen im Farbenton dem hellsten Münzbronze näher. Ich habe diese Testafarbe als Mattmünzbronze bezeichnet, da sie im Ton am nächsten mit Münzbronze übereinstimmt, da aber Samen mit dieser Farbe überdies eine mattere Oberfläche aufweisen. CC 162, FT 4 gr. Im CS Buffy Citrine, XVI, 19' k und etwas heller bis XVI, 19' j. Ähnlich wie bei Samen mit der Testafarbe Russgrün findet man hier nicht selten um den Hilumrand eine Andeutung zu beginnender Heterozygotmarmorierung, obgleich keine Heterozygotie in bezug auf Farbgenen vorliegt. In ganz seltenen Fällen hat diese grössere Ausdehnung über den grösseren Teil des Samens. Nicht selten gewahrt man in der Testafarbe einzelne feine helle Linien, gleich Rissen. Hilumrand dunkel Bister—Fahlbraun dunkel.

Münzbronze (Bronze de Médaille, Golden bronze green), RC 298/1—3; CC 162, selten bis 129; FT 4 ge, 3,5 lg, selten 4,5 pl. CS Buffy Citrine, XVI, 19' k bis Saccardo's Olive XVI, 19' m. Hilumrand Fahlbraun, RC 308/2—3. Unterscheidet sich von der vorigen Farbe teils durch im allgemeinen etwas dunkleren Ton, teils durch stärkeren Glanz

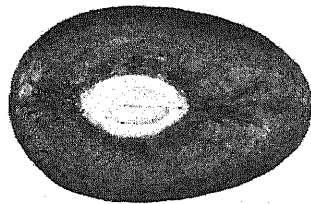


Fig. 2. Samen mit der Testafarbe Russgrün. Hilumrand Reinweiss. Man beachte in unmittelbarer Nähe des Hilumrandes eine beginnende Andeutung zu Heterozygotmarmorierung.

der Testa und überdies durch das beständige Fehlen einer Andeutung zu beginnender Heterozygotmarmorierung um den Hilumrand.

Rhamninbraun (Brun de Stil, Brown pink). Im RC schlecht wiedergegeben, am nächsten kommt 297/1—2 bis 314/3—4 und RC 324/4. Auch bis zu RC 325/4. CC am nächsten 157 und FT 4 le—4,5 me. CS von Buckthorn Brown, XV, 17' i—16' l. Hilumrand Kastanienbraun bis Dunkelbraun.

Ageratumbrau (Bleu d'Agérate, Ageratum blue, Floss-flower blue). Die Bezeichnung dieser Farbe kann diskutiert werden. Ihre Ausbildung ist nämlich in sehr hohem Grade von den Milieuverhältnissen abhängig. Ausserdem ist die Farbe auf der Testa in der Regel ungleichmässig verteilt. Bei guter Ausbildung der Farbe entspricht sie an den dunkelsten Stellen — in der Nähe des Hilumrandes — RC 201/2—4, mit Variation bis zu Eisenhutviolett, RC 199/3—4. Wo die Farbe den graugelblichen Grund weniger gut deckt, entspricht sie mehr Lobeliablu, RC 205/3—4. Entsprechende Töne in CC sind 533—513, in FT 11 lg—11,5 gc. In der Mehrzahl der Fälle erscheint neben Ageratumbrau der grössere oder grösste Teil der Testa hell Zimtfarbig, RC 323/1 bis dunkel Schamois, 325/3—4, mit einem nur schwachen Anflug von Ageratumbrau. Im CS entspricht diesen hellen Tönen ohne oder nur mit Spuren von graulila Einschlag Cinnamon Buff, XXIX, 17" b. Die graulila Töne variieren von Vinaceous-Slate, L, 69''' i bis Dark Vinaceous-Gray, L, 69''' und Deep Vinaceous-Gray, L, 69''' b. Bei den in Schweden herrschenden Witterungsverhältnissen wird das Ageratumbrau gewöhnlich mehr oder weniger deutlich ausgebildet, in sehr warmen und trockenen Sommern, wie 1932, entsprach jedoch ein grösserer Teil der Proben Cinnamon Buff. Das Ageratumbrau ist in diesem Sommer kaum zur Ausbildung gekommen. In Gegenden mit wärmeren und trockeneren Sommern mag die Bezeichnung Ageratumbrau daher vielleicht wenig geeignet erscheinen. Hilumrand hell Bister—Bister.

Mineralbraun, dunkel (Brun minéral, Mineral Brown), RC 339/4, CC 104—105, FT 5,5 pi—5,5 pl und etwas dunkler mit Übergängen zu Umbra gebrannt, RC 304/2—3. Hellere Töne bis RC 297/4, FT 5 ri. CS dunkel Sudan Brown III, 15 k (hellere Töne) — III, 14 l — Argus Brown III, 13 m (dunklere Töne). Hilumrand dunkel- bis schwarzbraun.

Graulich Indigo, dunkel (Indigo grisâtre, Greyish Indigo), RC 232/3—4. Diese Testafarbe zeigt ähnlich wie Ageratumbrau eine sehr ungleichmässige Verteilung und Ausbildung. Die dunkelsten Töne — meist nur in der Nähe des Hilumrandes ausgebildet — gehen bis Bläulichschwarz, RC 348/1—3. Samen, bei denen der etwa Rhamninbraune Grund regelmässig und mittelstark durchschlägt, machen den Eindruck

von Grünlichschwarz, Greenish Black, RC 351/1. Rein Rhamninbraun Samen kommen nicht vor, die hellsten Samen nähern sich dieser Farbe, haben aber stets einen, wenn auch schwachen, Anflug von Grünlichbraun. In FT ist diese Farbe nicht wiedergegeben. Im CC entsprechen der Variation 460—445—420—414. Von diesen sind 445—420 die am häufigsten vorkommenden Töne. In CS entspricht der dunkleste Ton etwa Deep State-Green, XLVII, 33''' k — Dull Greenish Black, XLVII, 33''' m. Hellere Samen bilden Übergänge zu Isabella Color, XXX, 19" i und Tawny-Olive, XXIX, 17" i. Gleichwie bei Ageratumbrau ist die Ausbildung von typisch Graulich Indigo sehr von den Witterungsverhältnissen abhängig. In warmen und trockenen Sommern, wie 1932, zeigte der grössere Teil der Proben hellere Farben. Zuweilen kommen auch mehr blaugrünliche Töne vor, wie CC 412—423. Graulich Indigo ist von KRISTOFFERSON (1924) unter dem Namen Stahlblau (Steel blue color) beschrieben worden. Hilumrand dunkel- bis schwarzbraun.

Kastanienbraun (Marron, Maroon). RC 341/2—4. bisweilen bis RC 193/4; CC 35—40—64, FT 7,5 pn — 8,5 pn und dunkler. Im CS ist diese Farbe nicht wiedergegeben, sie liegt zwischen Liwer Brown, XIV, 7' m — Carob Brown, XIV, 9' und Schwarz. Hilumrand dunkel- bis schwarzbraun.

Reinschwarz (Noir pure, Black pure). RC 349/4. Hilumrand schwarz.

Sämtliche oben charakterisierten 18 verschiedenen Testafarben gehören — wenn von der Färbung von Hilumrand, Caruncula und ev. Corona, abgesehen wird — zum einfarbigen und ganzfarbigen Typus. In den unten zu besprechenden Kreuzungen kam es überdies zur Ausspaltung von zehn verschiedenen heterozygotmarmorierten Samen sowie von Samen, die um den Hilumrand eine breite farbige *Bräme* zeigten. Diese Bräme kam deutlich ausgebildet jedoch nur an Samen mit der Testafarbe Veilchenartig Weiss vor. Fig. 3 stellt einen solchen Samen dar. Am abgebildeten Samen ist die Ausbreitung der Bräme verhältnismässig gross, nicht selten ist sie etwas geringer. Auf der Mikropylenseite ist mitunter nur eine Andeutung zu Farbe vorhanden. Dann kann es vorkommen, dass die Bräme gleich seitwärts dieser kleinen farbigen Stellen unterbrochen ist und die Grundfarbe Veilchenartig Weiss tritt hier zutage. Die Farbe der Bräme ist *Verbleicht Olivengrün* (Olive passée, Old Olive Green, Olive Brown), RC 299/1—2. Zuweilen ist die Bräme

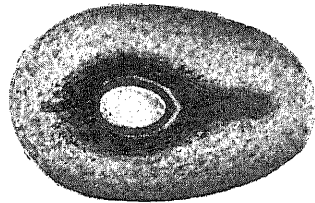


Fig. 3. Samen mit der Testafarbe Veilchenartig Weiss mit hell Bister Hilumrand und mit stark ausgebildeter Bräme (Margo) um letzteren.

schwächer ausgebildet und auch in der Farbe blasser, diese zeigt dann Übergänge zu Graulila. Annähernd typische Farbe in CC 179—180, in FT 3,5 pl — 4 pl. Im CS entspricht die gut ausgebildete Farbe Saccardo's Olive, XVI, 19' m, je blasser umso mehr nähert sich die Farbe Light Brownish Olive, XXX, 19" — Grayish Olive, XLVI, 21"". Letzterer Ton kommt jedoch nur selten vor. Wie aus Fig. 3 ersichtlich, ist die Bräme gegen die übrige Testafarbe nicht scharf abgegrenzt. Ausser bei Veilchenartig Weiss wurde eine schwache Bräme bei Havannabraun und vielleicht auch bei Münzbronze beobachtet. Bei diesen zwei Testafarben scheint ein sicheres Feststellen der Bräme wegen der übereinstimmenden Farbe indessen schwierig zu sein.



Fig. 4. Drei Samen mit Heterozygotmarmorierung Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss. Hilumrand hell Bister.

Wie oben erwähnt worden ist kamen von heterozygotmarmorierten Samen zehn verschiedene Farbenkombinationen vor. Es verdient hier besonders hervorgehoben zu werden, dass zwischen dem gewöhnlichen Typus von konstanter Marmorierung, verursacht durch ein besonderes Marmorierungsgen, und der durch die Konstellation Cc bedingten Heterozygotmarmorierung kein sicherer Unterschied in bezug auf die Zeichnung der Marmorierung hat festgestellt werden können. Fig. 4 zeigt drei Samen mit Heterozygotmarmorierung Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss. Die Marmorierung besteht aus kleineren und grösseren, dunkleren, meistens länglichen Flecken, die im grossen longitudinale Anordnung auf einem helleren Grunde aufweisen. Zu beiden Seiten des Hilumrandes sind die Flecken gewöhnlich spärlicher, hier überwiegt die hellere Grundfarbe. Von der Mikropyle strahlen radiäre, an Dicke regelmässig zunehmende, nur ab und zu unterbrochene Flecken zum oberen Ende aus. Von der Caruncula strahlen entsprechende Flecken nach

dem unteren Ende aus; diese sind hier jedoch in eine grössere Anzahl kleinerer Flecken aufgelöst.

Ab und zu findet man Samen, bei denen die dunklere, normal die Flecken bildende Farbe sehr stark dominiert. Sie hat sich gleichsam über die ganze Testa verbreitet und lässt nur einzelne kleine Stellen frei, an denen die hellere Grundfarbe erkannt werden kann. In gewissen Fällen, relativ häufig z. B. bei Bister—Maisgelb gefunden, kann dies soweit gehen, dass die Marmorierung nur in unmittelbarer Nähe des Hilumrandes festgestellt werden kann. Diese Erscheinung scheint rein modifikativ zu sein. Es können einzelne solche Samen in einer Hülse oder in verschiedenen Hülsen einer Pflanze auftreten. Die Nachkommen solcher Samen, die von mir in mehreren Generationen untersucht worden sind, bestehen jedoch entweder nur aus normal marmorierten Samen oder enthalten wieder eine gewisse, geringere Anzahl Samen des erwähnten Typus. Zum gleichen Resultat ist auch schon TJEBBES (1923) gelangt.

In den unten für die heterozygotmarmorierten Typen benutzten Bezeichnungen gibt der erste Name stets die dunklere Farbe an, die in Form von Flecken auf dem helleren Grund (zweiter Name) verteilt zu sein scheint. Ausser diesen grossen Flecken gewahrt man bei allen hier untersuchten Typen am helleren Grunde noch eine Unzahl sehr kleiner Pünktchen und Fleckchen der dunkleren Farbe, die im ganzen den Eindruck einer Verspritzung machen.

Die zehn ausgespaltenen Typen waren folgende:

Geschwefeltes Weiss/Reinweiss. Die pünktchenförmigen Flecken sind hier infolge der hellen Farben nur sehr schwer zu unterscheiden. Hilumrand Reinweiss.

Ambraweiss/Veilchenartig Weiss. Auch hier sind die pünktchenförmigen Flecken nur schwer zu unterscheiden. Hilumrand hell Bister.

Schamois/Rohseidengelb. Recht schwer zu unterscheidende Pünktchen am helleren Grunde. Hilumrand Bister—hell Bister.

Bister/Maisgelb. Bei diesem Typus war die dunklere Farbe sehr häufig stark über den helleren Grund verbreitet. Zur sicheren Beurteilung dieser Samen war stets eine genauere Untersuchung der Umgebung des Hilumrandes erforderlich, sonst waren Verwechslungen mit hell Bister möglich. Hilumrand dunkel Bister—Fahlbraun und Kastanienbraun.

Russgrün/Reinweiss. Die pünktchenförmigen Flecken sind hier sehr deutlich. Hilumrand Reinweiss, ab und zu mehr oder weniger

gelblich. Am äusseren Teil des Hilumrandes zuweilen Pünktchen von Russgrün Farbe.

Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss. Pünktchen sehr deutlich. Hilumrand hell Bister—Bister, ab und zu im äusseren Teil mit Pünktchen von Mattmünzbronze Farbe.

Münzbronze/Havannabraun. Pünktchen sehr deutlich. Hilumrand dunkelbraun.

Mineralbraun/Rhamninbraun. Pünktchen sehr deutlich. Hilumrand dunkelbraun.

Kastanienbraun/Ageratumbrau. Die pünktchenförmigen Flecken sehr deutlich vom hellen Grunde abstechend. Die Grundfarbe Ageratumbrau ist hier in der Regel nicht typisch, sie ist zu hell und entspricht gewöhnlich Cinnamon Buff, CS XXIX, 17" b. Hilumrand dunkel- bis schwarzbraun.

Schwarz/Graulich Indigo. Die pünktchenförmigen Flecken sehr scharf hervortretend. Gleichwie bei dem vorigen Marmorierungstypus zeigt hier der helle Grund fast durchweg einen viel helleren Ton als typischem Graulich Indigo entspricht. Er nähert sich etwas Rhamninbraun. Hilumrand schwarz.

Hervorgehoben soll werden, dass bei allen mir bisher bekannten Fällen von Heterozygotmarmorierung — abgesehen von den wenigen Fällen, wo die Modifikationsgene *Vir* und *Och* eine Farbenveränderung bedingen — die dunklere Farbe stets nur mit einer einzigen bestimmten helleren Farbe als Grund vorgekommen ist und umgekehrt. Wie wir weiter unten sehen werden, findet dies seine einfache Erklärung dadurch, dass die dunklere Farbe durch einen bestimmten Genotypus mit *C*, der hellere Grund durch den i. ü. gleichen Genotypus aber mit *c* bedingt wird.

Die unten zu besprechenden Kreuzungen wurden im Staatlichen Forschungsinstitut für Gemüsebau in Alnarp in den Jahren 1928—1930 ausgeführt. Die F_2 - und F_3 -Generationen wurden teils im genannten Institut, teils — im Jahre 1932 — in der Saatzuchtanstalt Weibullsholm, Landskrona, untersucht. Sämtliche Kreuzungen wurden in beiden Richtungen (reziprok) ausgeführt und studiert. Da diesbezüglich keine Unterschiede festgestellt werden konnten, werden diese unten gemeinsam abgehandelt.

KREUZUNG NR. X. TESTAFARBE BISTER \times REINWEISS.

Diese Kreuzung wurde ausgeführt zwischen Linie 28 aus der niedrigen schwedischen Schwertbohnsorte *Favorit* von der Firma

W. WEIBULL, Landskrona, und der Linie 25, einer sog. *Braunen Bohne* des Staatl. Forschungsinstitutes für Gemüsebau in Alnarp. Die in bezug auf die Hülseigenschaften in dieser Kreuzung erhaltenen Resultate sind von mir bereits in einer früheren Arbeit (LAMPRECHT 1932 b) veröffentlicht worden, auf die hier verwiesen sei. L. 28 hat die Testafarbe Reinweiss, L. 25 Bister.

Die genotypische Konstitution der Testafarbe von L. 28 ist von mir bereits früher (LAMPRECHT 1932 e) klargelegt worden. Sie ist $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$, soweit sie hier in Frage kommt. Der Beweis hierfür wurde durch Kreuzung mit dem Genotypus $PP\ cc\ JJ\ gg\ bb\ vv$ erbracht. F_2 dieser Kreuzung (Nr. V) spaltete im Verhältnisse 9 $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ (Havannabraun) : 3 $PP\ cc\ JJ\ gg\ bb\ vv$ (Rohseidengelb) : 4 $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv + pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ (Reinweiss). Hierbei wurde von den Heterozygoten, die sich von den Homozygoten nicht unterscheiden, abgesehen. Die Spaltungsergebnisse in F_2 haben dies durchweg bestätigt. In dieser Kreuzung waren sämtliche Typen ein- und ganzfarbig. F_1 hat einfarbig Havannabraun Samen gegeben.

Auch die genotypische Konstitution von L. 25 ist von mir durch eine früher veröffentlichte Kreuzung (LAMPRECHT 1932 c) klargelegt worden. Sie ist $PP\ CC\ JJ\ GG\ bb\ vv$. Der Beweis hierfür wurde durch Kreuzung mit dem Genotypus $PP\ CC\ jj\ gg\ bb\ vv$ (Geschwefeltes Weiss) erbracht. F_2 spaltete, wie zu erwarten war, in 9 Bister ($PP\ CC\ JJ\ GG\ bb\ vv$) : 3 Schamois ($PP\ CC\ JJ\ gg\ bb\ vv$) : 3 Steinfarbig ($PP\ CC\ jj\ GG\ bb\ vv$) : 1 Geschwefeltes Weiss ($PP\ CC\ jj\ gg\ bb\ vv$). Die Formeln sind ohne Berücksichtigung der Heterozygoten wiedergegeben. Auch hier waren alle Samentypen ein- und ganzfarbig. F_1 hat einfarbig Bister Samen gegeben.

Die F_1 -Samen der vorliegenden Kreuzung sollen also mit Hinsicht auf Testafarbe folgende genotypische Konstitution haben: $Pp\ Cc\ JJ\ Gg\ Bb\ vv$. Die Samen zeigten die Farbe Mineralbraun/Rhamninbraun marmoriert. Die genotypische Konstitution von Mineralbraun einfarbig ist $PP\ CC\ JJ\ GG\ BB\ vv$, was in Kreuzung II (LAMPRECHT 1932 a) bewiesen worden ist, die von Rhamninbraun $PP\ cc\ JJ\ GG\ BB\ vv$, was in Kreuzung XIV (LAMPRECHT 1932 e) gezeigt worden ist. Wie ersichtlich unterscheiden sich die Genotypen der beiden Farben nur mit Hinsicht auf das Gen C. Wir haben also mit grösster Wahrscheinlichkeit damit zu rechnen, dass die drei Gene P, G und B in heterozygoter Dosis vollkommene Dominanz zeigen und gleichzeitig keinen Einfluss auf die Marmorierung der Samen haben. Cc bedingt die Heterozygotmarmorierung, wobei die Farbe der dunkleren Farbflecken durch den Genotypus mit C, die des

TABELLE 1. F_2 der Kreuzung Nr. X: L. 28, Weiss \times L. 25, Bister. Aufspaltung des Bastarden
Pp Cc Jj Gg Bb vv, Mineralbraun/Rhanninbraun marmoriert.

Nr.	Mineral- braun	Mineral- braun/ Rhannin- braun marm.	Bister	Bister/ Maisgelb marmo- riert	Münz- bronze	Münz- bronze/ Havanna- braun marmo- riert	Rham- ninbraun	Scha- mois	Schamois/ Rotset- dengelb marmo- riert	Hav- anna- braun	Roh- seiden- gelb	Rein- weiss	Summe
10541	1	9	1	1	1	2	1	—	—	1	—	4	22
10542	8	12	1	4	3	5	14	1	—	3	—	13	67
10543	5	18	—	3	1	2	2	1	1	—	—	16	71
10544	2	8	2	3	1	3	11	—	—	—	—	11	34
10545	3	14	—	1	1	4	6	1	1	2	1	9	50
10546	3	13	4	4	1	2	3	1	—	5	1	14	53
10547	9	11	7	6	4	6	2	2	1	3	2	16	68
10548	6	13	8	2	2	5	6	—	—	1	1	12	64
10549	2	10	4	2	1	2	1	—	—	4	—	14	49
10552	3	6	1	1	1	2	1	—	1	1	—	6	24
10553	4	3	1	1	1	—	5	—	—	3	—	7	28
10556	3	11	2	4	3	—	8	—	—	4	1	12	55
10559	2	6	2	2	—	4	2	1	—	1	—	7	28
10560	14	16	2	—	—	9	7	1	3	1	—	18	83
10561	6	15	1	1	1	5	1	1	—	2	—	11	46
10564	2	9	4	2	1	2	5	—	—	3	—	7	42
10565	10	17	5	2	—	7	—	—	1	2	—	17	68
10566	8	15	4	2	—	7	4	2	3	—	2	9	49
10567	11	11	1	7	—	6	4	—	1	4	1	8	48
10568	5	15	4	7	—	2	4	1	3	3	4	18	82
10569	3	8	—	1	1	—	7	—	1	1	—	14	39
10570	3	7	4	2	1	6	7	1	1	2	1	17	44
10572	5	12	—	6	2	—	8	1	3	3	—	16	64
10573	6	8	1	8	2	11	7	1	3	1	1	19	75
10574	4	14	2	5	2	7	7	2	3	4	1	15	68
10575	7	11	1	2	2	8	5	1	1	1	—	14	61
10576	10	14	1	3	3	9	8	—	3	6	—	15	75
10577	3	10	2	3	—	3	3	—	1	3	—	8	37
10578	11	8	1	8	—	1	3	1	1	3	2	12	52
10579	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	2	5
10580	6	10	—	6	—	4	16	—	—	—	—	9	49
10581	3	5	1	3	2	4	4	—	—	1	—	9	42
10582	4	11	3	—	—	2	10	1	—	2	—	9	34
10583	—	—	—	—	—	3	4	—	1	—	—	7	33

[illegible]

helleren Grundes durch den mit *c* verursacht wird. Den exakten Beweis hierfür wird die Aufspaltung der verschiedenen Typen in F_2 erbringen.

Die auf den Pflanzen der zweiten Generation erhaltenen Samen zeigten in bezug auf Testafarbe die in Tabelle 1 mitgeteilten Spaltungsergebnisse. Wie aus dieser ersichtlich fand eine Spaltung in 13 verschiedene Farbentypen statt. Von diesen 13 Typen waren 4 marmoriert, die übrigen 9 ein- und ganzfarbig. Laut vorstehendem war F_1 in bezug auf vier die Testafarbe beeinflussende Gene heterozygot. Die Konstitution war $Pp Cc Jj Gg Bb vv$. Wie in der Einleitung hervorgehoben worden ist, haben alle Samen mit pp weisse Testa und dasselbe gilt auch für Samen mit Pp bzw. PP mit nur rezessiven Farbgene. Letztere können in vorliegender Kreuzung jedoch nicht aufspalten, da beide Elternlinien das Gen J haben. Dagegen soll es zu einer Spaltung nach 3 ($PP + Pp$) : 1 pp kommen. Unter den 3144 F_2 -Individuen hatten 746 die Testafarbe Reinweiss, die übrigen waren verschieden gefärbt. Dies entspricht folgender Spaltung:

Gefunden: 2398 mit pigmentierter Testa : 746 mit farbloser Testa

Erwartet: 2358,00 » » » : 786,00 » » »

D/m für 3 : 1 = 1,65

Die mitgeteilten Zahlen bestätigen einwandfrei eine monohybride Spaltung im Genpaar $P-p$.

Zur besseren Übersicht über die Aufspaltung in den übrigen Genpaaren sind die in Tab. 1 mitgeteilten Zahlen, auf die Kombinationszahl 256 umgerechnet, in der schematischen Darstellung auf Seite 267 wiedergegeben. Wie aus dieser hervorgeht haben die farbigen Samen in 8 verschiedene einfarbige und 4 verschiedene marmorierte Typen aufgespalten. Für das Verhältnis einfarbig : marmorierte Samentypen wurden folgende Zahlen erhalten:

1168 einfarbige : 1230 marmorierte

Erwartet: 1199,0 » » : 1199,0 » »

D/m für 1 : 1 = 1,26

Eine derartige Spaltung ist bereits von mehreren Verfassern (siehe z. B. E. v. TSCHERMAK 1912) gefunden worden. Dieser Spaltung zugrunde liegt die Erscheinung, dass Samen mit CC und cc einfarbige Testa haben, während Samen mit Cc heterozygotmarmorierte Testa haben. Obige Spaltung ist demnach folgendermassen zu schreiben:

Gefunden: 605 einfarbige (CC) : 1230 marmorierte (Cc) : 563 einfarbige (cc)

F_1 $Pp Cc Jj$ $Gg Bb vv$ Mineralbraun/ Rhamninbraun marm.	F_2 $Pp Cc Jj$ $Gg Bb vv$ F_2	192 PP (195,23) pigmentier- mit ler Testa	27 BB — gefunden: 26,55 Mineralbraun $PP Cc Jj Gg BB vv$ 36 GG (36,32) 9 bb — gefunden: 9,77 Bister $PP Cc Jj Gg bb vv$
		48 CC (49,26) mit einfarbiger Testa	9 BB — gefunden: 9,28 Münzbronze $PP Cc Jj gg BB vv$ 12 gg (12,94) 3 bb — gefunden: 3,66 Schamois $PP Cc Jj gg bb vv$
		96 Cc (100,17) mit zweifarbiger marmorierter Testa	54 BB — gefunden: 54,26 Mineralbraun/Rhamninbraun marm. $PP Cc Jj Gg BB vv$ 72 GG (73,88) 18 bb — gefunden: 19,62 Bister/Maisgelb marm. $PP Cc Jj Gg bb vv$
		48 cc (45,82) mit einfarbiger Testa	18 BB — gefunden: 20,11 Münzbronze/Havannabraun marm. $PP Cc Jj gg BB vv$ 24 gg (26,29) 6 bb — gefunden: 6,18 Schamois/Rohseidengelb marm. $PP Cc Jj gg bb vv$
$64 pp$ (60,75) mit farblos- ser Testa			27 BB — gefunden: 24,24 Rhamninbraun $PP cc Jj Gg BB vv$ 36 GG (33,20) 9 bb — gefunden: 8,96 Maisgelb $PP cc Jj Gg bb vv$
			9 BB — gefunden: 9,37 Havannabraun $PP cc Jj gg BB vv$ 12 gg (12,62) 3 bb — gefunden: 3,25 Rohseidengelb $PP cc Jj gg bb vv$ 64 . . — gefunden: 60,75 Reinweiss pp mit sämtlichen Kombinationen der übrigen Faktoren

Schematische Darstellung der Aufspaltung des Bastarden $Pp Cc Jj Gg Bb vv$ in F_2 der Kreuzung Nr. X.
 Die in Klammern und vor den Farbnamen mitgeteilten Zahlen entsprechen den tatsächlich erhaltenen, umgerechnet auf die Kombinationszahl 256.

Erwartet: 599,5 einfarbige (CC) : 1199 marmorierte (Cc) : 599,5 einfarbige (cc)

D/m für 1 : 2 : 1 = 0,21, 1,26, 1,40

Wie ersichtlich besteht zwischen den gefundenen und theoretisch erwarteten Zahlen gute Übereinstimmung.

Vorhin wurde erwähnt, dass bei den heterozygotmarmorierten Typen (Cc) die dunkleren Flecken dem Genotypus mit C, der hellere Grund jenem mit c, bei im übrigen gleicher genotypischer Konstitution,

TABELLE 2. Spaltungen von Mineralbraun in F_2 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Mineralbraun	Münzbronze	Bister	Schamais	Reinweiss	Summe
<i>Pp CC JJ GG BB vv...</i>	3533	22	—	—	—	5	27
	11293	10	—	—	—	3	13
Summen:	—	32	—	—	—	8	40
Erwartet:	—	30,00	—	—	—	10,00	—
D/m für 3:1	—	0,75	—	—	—	—	—
<i>PP CC JJ Gg BB vv...</i>	11278	11	4	—	—	—	15
	11284	5	2	—	—	—	7
Summen:	—	16	6	—	—	—	22
Erwartet:	—	16,50	5,50	—	—	—	—
D/m für 3:1	—	0,25	—	—	—	—	—
<i>Pp CC JJ GG Bb vv</i>	17363	24	—	12	—	11	47
	17617	27	—	8	—	11	46
Summen:	—	51	—	20	—	22	93
Erwartet:	—	52,31	—	17,44	—	23,25	—
D/m für 9:3:4	—	0,27	—	0,68	—	0,30	—
<i>Pp CC JJ Gg Bb vv...</i>	17602	10	3	2	1	7	23
	17619	20	7	6	2	11	46
Summen:	—	30	10	8	3	18	69
Erwartet:	—	33,48	7,83	7,83	2,61	17,25	—
D/m für 27:9:9:3:16	—	0,84	0,82	0,06	0,25	0,21	—

entsprechen sollen. Bei Richtigkeit dieser Annahme sollen also in F_2 teils doppelt so viele einfarbige als marmorierte Typen ausspalten, teils soll die eine Hälfte der einfarbigen Typen in der Farbe den dunkleren Flecken der marmorierten Samen entsprechen, die andere Hälfte dem helleren Grunde. Die schematische Darstellung zeigt, dass dies auch tatsächlich der Fall ist, der erste Name in der Bezeichnung der marmorierten Typen entspricht den Farben mit CC, der zweiten jenen mit cc.

Die den verschiedenen hier ausspaltenden Testafarben zukom-

mende genotypische Konstitution ergibt sich aus den in F_3 erhaltenen Resultaten.

Mineralbraun (einfarbig) soll in F_2 in vorliegender Kreuzung mit folgenden acht Genotypen auftreten können:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. $PP\ CC\ JJ\ GG\ BB\ vv$ | 5. $Pp\ CC\ JJ\ GG\ BB\ vv$ |
| 2. $PP\ CC\ JJ\ GG\ Bb\ vv$ | 6. $Pp\ CC\ JJ\ GG\ Bb\ vv$ |
| 3. $PP\ CC\ JJ\ Gg\ BB\ vv$ | 7. $Pp\ CC\ JJ\ Gg\ BB\ vv$ |
| 4. $PP\ CC\ JJ\ Gg\ Bb\ vv$ | 8. $Pp\ CC\ JJ\ Gg\ Bb\ vv$ |

TABELLE 3. Spaltungen von Münzbronze in F_3 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Spaltung in F_3			
		Münz-bronze	Schamois	Reinweiss	Summe
$PP\ CC\ JJ\ gg\ Bb\ vv$	3525	28	9	—	37
	3527	33	4	—	37
	3549	32	7	—	39
	17593	26	5	—	31
	17595	45	13	—	58
Summen:	—	164	38	—	202
Erwartet:	—	151,50	50,50	—	—
D/m für 3:1	—	2,03	—	—	—
$Pp\ CC\ JJ\ gg\ BB\ vv$	3528	29	—	4	33
	17584	13	—	7	20
	17590	25	—	10	35
	17592	23	—	9	32
	—	90	—	30	130
Summen:	—	90	—	30	130
Erwartet:	—	90,0	—	30,0	—
D/m für 3:1	—	0,0	—	—	—
$Pp\ CC\ JJ\ gg\ Bb\ vv$	3521	16	5	8	29
	3526	14	4	7	25
	17596	26	10	11	47
	11289	9	1	5	15
	—	65	20	31	116
Summen:	—	65	20	31	116
Erwartet:	—	65,25	21,75	29,00	—
D/m für 9:3:4	—	0,05	0,42	0,43	—

In F_3 wurden 9 Familien mit dieser Testfarbe untersucht. Eine von diesen Familien mit 38 Individuen hat sich als konstant erwiesen. Die übrigen 8 haben in vier verschiedene Weisen aufgespaltet, nämlich den oben angeführten Genotypen 3, 5, 6 und 8 entsprechend. Die für diese erhaltenen Spaltungszahlen sind in Tab. 2 zusammengestellt und bestätigen, wie ersichtlich, durchweg die oben angenommenen genotypischen Konstitutionen für Mineralbraun. Sämtliche Genotypen enthielten

also die Gene *C* und *J* in doppelt dominanter Dosis. Die genotypischen Konstitutionen der verschiedenen ausgespaltenen Testafarben können in der schematischen Darstellung der Spaltung in F_2 nachgesehen werden.

Münzbronze (einfarbig). Dieser Farbe soll laut früher Mitgeteiltem der Genotypus *PP CC JJ gg BB vv* zukommen. Alle hier in Frage kommenden Genotypen müssen zufolge der Konstitution der Eltern in *J* doppelt dominant sein. Eine Heterozygotie in *C* soll auf Grund der Einfarbigkeit der Samen ausgeschlossen werden können, was die Resultate in F_3 auch bestätigt haben. Demnach verbleibt hier nur eine Spaltung in den zwei Genpaaren *P—p* und *B—b* übrig. Es wäre also unter den ausgesäten Familien mit folgenden vier Genotypen zu rechnen:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP CC JJ gg BB vv</i> | 3. <i>Pp CC JJ gg BB vv</i> |
| 2. <i>PP CC JJ gg Bb vv</i> | 4. <i>Pp CC JJ gg Bb vv</i> |

Insgesamt wurden in F_3 16 Familien mit der Testafarbe Münzbronze untersucht. Drei von diesen Familien mit zusammen 151 Individuen

TABELLE 4. *Spaltung von Schamois in F_3 der Kreuzung X.*

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Schamois	Reinweiss	Summe
<i>Pp CC JJ gg bb vv</i>	3513	52	22	74
	3515	11	4	15
	11280	9	1	10
Summen:.....	—	72	27	99
Erwartet:	—	74,25	24,75	—
D/m für 3:1	—	0,52	—	—

haben sich als konstant herausgestellt, sie entsprachen also dem unter 1. angeführten Genotypus. Die Aufspaltung nach den übrigen drei Genotypen ist in Tab. 3 wiedergegeben. Genotypus 2 (5 Familien) spaltete nach 3 Münzbronze : 1 Schamois, Genotypus 3 (4 Familien) nach 3 Münzbronze : 1 Reinweiss und Genotypus 4 (4 Familien) schliesslich nach 9 Münzbronze : 3 Schamois : 4 Reinweiss. Wie aus Tab. 3 ersichtlich zeigen die erhaltenen Zahlen durchweg gute Übereinstimmung mit den theoretisch erwarteten.

Schamois (einfarbig). Dieser Testafarbe soll der Genotypus *PP CC JJ gg bb vv* entsprechen. Aus denselben Gründen wie unter Münzbronze eben angeführt sollen die hier in Frage kommenden Genotypen sowohl in *C* wie *J* doppelt dominant sein, weshalb für einfarbig Schamois nur zwei Genotypen auftreten können sollen, nämlich:

1. *PP CC JJ gg bb vv* und 2. *Pp CC JJ gg bb vv*.

In F_2 wurden auch nur Resultate erhalten, die mit dieser Voraussetzung in Einklang gebracht werden können. Insgesamt wurden 5 Familien untersucht. Von diesen waren 2 mit zusammen 92 Individuen konstant, also Genotypus 1 entsprechend, 3 Familien (siehe Tab. 4) spalteten nach dem Schema 3 Schamois : 1 Reinweiss, also Genotypus 2 entsprechend.

Rhamninbraun (einfarbig). Dieser Farbe soll laut früher Mitgeteiltem der Genotypus *PP cc JJ GG BB vv* zukommen. Da zufolge der

TABELLE 5. Spaltungen von *Rhamninbraun* in F_2 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Rhamninbraun	Havannabraun	Maisgelb	Rohseidengelb	Reinweiss	Summe
<i>PP cc JJ GG Bb vv</i> ...	17597	24	—	14	—	—	38
Erwartet:	—	28,50	—	9,50	—	—	—
D/m für 3:1	—	1,68	—	—	—	—	—
<i>PP cc JJ Gg Bb vv</i> ...	3534	33	22	18	3	—	76
	17599	20	3	3	3	—	29
	17600	14	4	—	2	—	20
Summen:	—	67	29	21	8	—	125
Erwartet:	—	70,31	23,44	23,44	7,81	—	—
D/m für 9:3:3:1	—	0,60	0,56	0,56	0,07	—	—
<i>Pp cc JJ GG Bb vv</i> ...	3535	32	—	13	—	24	69
	17605	11	—	5	—	7	23
Summen:	—	43	—	18	—	31	92
Erwartet:	—	51,75	—	17,25	—	23,00	—
D/m für 9:3:4	—	1,84	—	0,20	—	1,03	—
<i>Pp cc JJ Gg BB vv</i> ...	3530	18	5	—	—	7	30
	3548	17	10	—	—	14	41
	17598	19	6	—	—	5	30
Summen:	—	54	21	—	—	26	101
Erwartet:	—	56,81	18,04	—	—	25,25	—
D/m für 9:3:4	—	0,56	0,53	—	—	0,17	—
<i>Pp cc JJ Gg Bb vv</i> ...	3529	23	9	10	3	15	60
	3531	25	7	4	3	17	56
	17604	13	8	2	—	11	34
Summen:	—	61	24	16	6	43	150
Erwartet:	—	60,29	20,09	20,09	7,03	37,50	—
D/m für 27:9:9:3:16	—	0,12	0,94	0,97	0,37	1,04	—

Konstitution der Eltern Heterozygotie in *J* ausgeschlossen erscheint, hätten wir also mit Heterozygotie in den drei Genpaaren *P—p*, *G—g* und *B—b* zu rechnen und daher mit folgenden 8 Genotypen in F_2 :

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP cc JJ GG BB vv</i> | 5. <i>Pp cc JJ GG BB vv</i> |
| 2. <i>PP cc JJ GG Bb vv</i> | 6. <i>Pp cc JJ GG Bb vv</i> |
| 3. <i>PP cc JJ Gg BB vv</i> | 7. <i>Pp cc JJ Gg BB vv</i> |
| 4. <i>PP cc JJ Gg Bb vv</i> | 8. <i>Pp cc JJ Gg Bb vv</i> |

In F_3 wurde Spaltung laut 5 von diesen 8 Genotypen konstatiert. Im ganzen wurden 13 Familien untersucht. Es wurde keine konstante Familie erhalten. Die Spaltungsergebnisse sind in Tab. 5 wiedergegeben. Wie aus dieser ersichtlich entsprechen die Aufspaltungen den Genotypen 2, 4, 6, 7 und 8.

Genotypus 2 ist nur in B heterozygot und zeigte in Übereinstimmung hiermit monohybride Spaltung nach dem Verhältnis 3 Rhamninbraun : 1 Maisgelb. Genotypus 4 ist heterozygot in den beiden Genpaaren $G-g$ und $B-b$ und gab daher folgende dihybride Spaltung: 9 Rhamninbraun : 3 Havannabrown : 3 Maisgelb : 1 Rohseidengelb. Genotypus 6 ist heterozygot in den beiden Genpaaren $P-p$ und $B-b$ und zeigte in Übereinstimmung hiermit die Spaltung 9 Rhamninbraun : 3 Maisgelb : 4 Reinweiss. Genotypus 7 ist heterozygot in bezug auf P und G und gab demnach folgende Spaltung: 9 Rhamninbraun : 3 Ha-

TABELLE 6. Spaltungen von Maisgelb in F_3 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Maisgelb	Rohseidengelb	Reinweiss	Summe
<i>PP cc JJ Gg bb vv</i>	3532	25	11	—	36
Erwartet:	—	27,00	9,00	—	—
D/m für 3:1	—	0,77	—	—	—
<i>Pp cc JJ Gg bb vv</i>	17601	28	16	13	57
Erwartet:	—	30,06	10,69	14,25	—
D/m für 9:3:4	—	0,55	1,80	0,35	—

vannabrown : 4 Reinweiss. Schliesslich haben wir Genotypus 8 mit Heterozygotie in den drei Genpaaren $P-p$, $G-g$ und $B-b$. Auch hier ist es zu der erwarteten Spaltung gekommen, nämlich 27 Rhamninbraun : 9 Havannabrown : 9 Maisgelb : 3 Rohseidengelb : 16 Reinweiss. Die in Tab. 5 für die eben besprochenen Spaltungen mitgeteilten Zahlen sind durchweg als signifikativ zu betrachten.

Maisgelb (einfarbig). Die dieser Testfarbe zugrunde liegende genotypische Konstitution ist bisher nicht klargelegt gewesen. Schon die verschiedene Aufspaltung von Rhamninbraun (Tab. 5) hat den Genotypus von Maisgelb einwandfrei klargelegt, dieser kann nur *PP cc JJ GG bb vv* sein. Maisgelb unterscheidet sich nämlich nur in einem Gen von Rhamninbraun. Da Rhamninbraun die Konstitution *PP cc JJ GG BB vv* hat und Havannabrown dem Genotypus *PP cc JJ gg BB vv* entspricht, verbleibt — da *JJ* allen hier in Frage stehenden Genotypen gemeinsam ist — nur *PP cc JJ GG bb vv*. Zwei in F_3 untersuchte Familien mit der Testfarbe Maisgelb haben dies des weiteren bestätigt. Die Zahlen sind

in Tab. 6 mitgeteilt. Unter Hinweis auf das eben Angeführte haben wir in F_2 mit vier verschiedenen Genotypen zu rechnen, wie folgt:

1. $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$
2. $PP\ cc\ JJ\ Gg\ bb\ vv$
3. $Pp\ cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$
4. $Pp\ cc\ JJ\ Gg\ bb\ vv$

TABELLE 7. Spaltungen von Havannabrown in F_3 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Spaltung in F_3			
		Havanna-braun	Rohseidengelb	Reinweiss	Summe
$PP\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$	3516	14	6	—	20
	3551	35	22	—	57
	3555	62	22	—	88
	3565	69	24	—	93
	11282	7	4	—	11
	17582	60	12	—	72
	17587	29	8	—	37
Summen:	—	276	98	—	374
Erwartet:	—	280,50	93,50	—	—
D/m für 3:1	—	0,53	—	—	—
$Pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$	3517	21	—	4	25
	3518	18	—	4	22
	3524	20	—	9	29
	3552	35	—	10	45
	3564	29	—	8	37
	17583	3	—	1	4
	17588	13	—	4	17
Summen:	—	139	—	40	179
Erwartet:	—	133,25	—	44,75	—
D/m für 3:1	—	0,99	—	—	—
$Pp\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$	3519	14	7	9	30
	3520	20	5	19	44
	3522	23	6	8	37
	3523	46	13	20	79
	3553	9	1	2	12
	3554	31	10	16	57
	3562	51	21	22	94
	3563	18	1	14	33
Summen:	—	212	64	110	386
Erwartet:	—	217,125	72,375	96,5	—
D/m für 9:3:4	—	0,52	1,09	1,59	—

Die Aufspaltung in F_3 erfolgte, wie Tab. 6 zeigt, in je einer Familie nach Genotypus 2 und 4. Genotypus 2 ist nur in G heterozygot und spaltete in Übereinstimmung hiermit monohybrid nach 3 Maisgelb : 1 Rohseidengelb. Genotypus 4 ist heterozygot in den beiden Genpaaren $P-p$ und $G-g$ und spaltete daher nach 9 Maisgelb : 3 Rohseidengelb : 4 Rein-

weiss. Die — wenn auch kleinen — Spaltungszahlen stehen gut damit in Einklang. Eine weitere Bestätigung der genotypischen Konstitution von Maisgelb werden wir in Kreuzung XVIII unten finden.

Havannabraun (einfarbig). Laut früher Mitgeteiltem wird diese Farbe durch den Genotypus $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ bedingt. Aus gleichen Gründen wie für Maisgelb angeführt haben wir hier in F_2 mit vier verschiedenen Genotypen zu rechnen, nämlich:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ | 3. $Pp\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$ |
| 2. $PP\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$ | 4. $Pp\ cc\ JJ\ gg\ Bb\ vv$ |

In F_3 wurden von dieser Farbe insgesamt 27 Familien untersucht. Fünf von diesen mit zusammen 88 Individuen waren konstant, entsprachen demnach dem Genotypus 1. In einigen von diesen Familien war allerdings die Individuenanzahl zu gering um eine ev. Heterozygotie und damit Spaltung mit Sicherheit ausschliessen zu können. Die Aufspaltung nach den übrigen drei Genotypen ist in Tab. 7 wiedergegeben. Genotypus 2 (7 Familien) spaltete in Übereinstimmung mit Heterozygotie nur in B monohybrid nach 3 Havannabrun : 1 Rohseidengelb. Genotypus 3 mit Heterozygotie nur in P spaltete nach 3 Havannabrun : 1 Reinweiss. Schliesslich spaltete Genotypus 4, der in den beiden Genpaaren $P-p$ und $B-b$ heterozygot ist, dihybrid nach 9 Havannabrun : 3 Rohseidengelb : 4 Reinweiss.

Bister (einfarbig). Samen mit dieser Testafarbe wurden, da ihr Genotypus von mir schon in mehreren Kreuzungen einwandfrei klargelegt worden ist, nicht in F_3 ausgesät. Seine Formel ist $PP\ CC\ JJ\ GG\ bb\ vv$.

Rohseidengelb (einfarbig). Dieser Farbe kommt die Konstitution $PP\ cc\ JJ\ gg\ bb\ vv$ zu. Da beide Elternlinien in dieser Kreuzung das Gen J in dominanter Form haben, erscheint hier nur eine Spaltung mit Hinsicht auf P möglich. Im ganzen wurden in F_3 fünf Familien untersucht. Zwei von diesen mit zusammen 44 Individuen waren konstant und drei spalteten monohybrid nach dem Verhältnis 3 Rohseidengelb : 1 Reinweiss. Es wurde gefunden: 45 Rohseidengelb : 19 Reinweiss. D/m beträgt hier für 3 : 1 0,86.

Reinweiss. Sämtliche Samen mit der Testafarbe Reinweiss haben in dieser Kreuzung das Gen P in doppelt rezessiver Dosis (pp). Die übrige Konstitution von Genen für Testafarbe hat bei pp keine Wirkung. Es wurden in F_3 zusammen 23 Familien mit 258 Individuen untersucht, die sämtlich — wie zu erwarten — konstant waren.

Mineralbraun/Rhamninbraun marmoriert. Es ist dies die Farbe der auf F_1 erhaltenen Samen, denen der Genotypus $Pp\ Cc\ JJ\ Gg\ Bb\ vv$

zugrunde liegen soll. Bei Richtigkeit der früher in bezug auf *C* gemachten Annahmen, sollen alle Samen mit dieser Testafarbe *Cc* entsprechen, weshalb in der vorliegenden Kreuzung folgende acht verschiedene Genotypen in Frage kommen sollen:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP Cc JJ GG BB vv</i> | 5. <i>Pp Cc JJ GG BB vv</i> |
| 2. <i>PP Cc JJ GG Bb vv</i> | 6. <i>Pp Cc JJ GG Bb vv</i> |
| 3. <i>PP Cc JJ Gg BB vv</i> | 7. <i>Pp Cc JJ Gg BB vv</i> |
| 4. <i>PP Cc JJ Gg Bb vv</i> | 8. <i>Pp Cc JJ Gg Bb vv</i> |

Unter den in F_3 untersuchten 13 Familien konnten Spaltungen nach 6 der oben angeführten 8 Genotypen festgestellt werden. Es waren dies 1, 2, 4, 5, 6 und 8. Genotypus 1 spaltete nach dem monohybriden Verhältnis:

1 Mineralbraun : 2 Mineralbraun/Rhamninbraun : 1 Rhamninbraun.

Genotypus 2 spaltete nach dem dihybriden Verhältnis:

3 Mineralbraun : 6 Mineralbraun/Rhamninbraun : 3 Rhamninbraun : 1 Bister : 2 Bister/Maisgelb : 1 Maisgelb.

Genotypus 4 spaltete in drei Genpaaren nach dem Verhältnis:

9 Mineralbraun : 18 Mineralbraun/Rhamninbraun : 9 Rhamninbraun : 3 Bister : 6 Bister/Maisgelb : 3 Maisgelb : 3 Münzbronze : 6 Münzbronze/Havannabraun : 3 Havannabraun : 1 Schamois : 2 Schamois/Rohseidengelb : 1 Rohseidengelb.

Genotypus 5 spaltete dihybrid nach dem Verhältnis:

3 Mineralbraun : 6 Mineralbraun/Rhamninbraun : 3 Rhamninbraun : 4 Reinweiss.

Genotypus 6 spaltete trihybrid nach dem Verhältnis:

9 Mineralbraun : 18 Mineralbraun/Rhamninbraun : 9 Rhamninbraun : 3 Bister : 6 Bister/Maisgelb : 3 Maisgelb : 16 Reinweiss.

Und schliesslich spaltete Genotypus 8 (5 Familien) in Übereinstimmung mit F_2 in Tab. 1.

Die für die oben angeführten Spaltungsverhältnisse erhaltenen Zahlen waren, wenn auch relativ klein, so doch durchweg in guter Übereinstimmung mit den theoretisch erwarteten (in diesem Falle soll, um allzu grosse Überlastung mit Tabellen zu vermeiden und wegen der teilweisen Analogie mit F_2 , von einer Wiedergabe des Zahlenmaterials Abstand genommen werden). Die erhaltenen Resultate bestätigen in jedem einzelnen Spaltungstypus die früher erwähnte Annahme in bezug auf die Wirkung des Genpaares *C—c*. In jedem Spaltungstypus finden wir das Grundverhältnis: 1 *CC* (einfarbig) : 2 *Cc* (heterozygotmarmoriert) : 1 *cc* (einfarbig) wieder, entweder als solches oder infolge Kom-

bination mit Heterozygotie in weiteren Genen als Vielfaches. Konstant marmorierte Typen sollen nicht vorkommen können und wurden auch nicht gefunden.

Münzbronze/Havannabraun marmoriert. Für diese Testfarbe sollen in vorliegender Kreuzung folgende Genotypen vorkommen können:

TABELLE 8. Spaltungen von *Münzbronze/Havannabraun* marmoriert in F_3 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Münzbronze/ Havanna- braun marm.	Münzbronze	Havanna- braun	Schamois/ Rohseiden- gelb marm.	Schamois	Rohseiden- gelb	Reinweiss	Summe
<i>PP Cc JJ gg Bb vv</i>	17609	21	12	8	10	5	3	—	59
	17611	8	4	7	4	2	2	—	27
	17612	12	5	7	4	2	—	—	30
Summen:	—	41	21	22	18	9	5	—	116
Erwartet:	—	43,50	21,75	21,75	14,50	7,25	7,25	—	—
D/m für 6:3:3:2:1:1	—	0,48	0,18	0,06	0,98	0,67	0,86	—	—
<i>Pp Cc JJ gg BB vv</i>	17616	9	5	2	—	—	—	14	30
Erwartet:	—	11,25	5,625	5,625	—	—	—	7,50	—
D/m für 6:3:3:4 ...	—	0,85	0,30	1,72	—	—	—	2,74	—
<i>Pp Cc JJ gg Bb vv</i>	17607	4	3	5	2	—	2	8	24
	17608	15	5	4	4	3	2	13	46
	17610	9	3	3	1	—	1	12	30
	17613	10	6	1	3	3	2	10	34
	17614	6	1	10	—	2	3	6	28
	17615	13	1	8	2	3	2	7	36
Summen:	—	57	19	35	12	13	12	56	198
Erwartet:	—	57,68	27,85	27,85	18,56	9,28	9,28	49,50	—
D/m für 18:9:9:6:3:3:16	—	0,11	1,81	1,46	1,60	1,25	0,91	1,06	—

1. *PP Cc JJ gg BB vv*

3. *Pp Cc JJ gg BB vv*

2. *PP Cc JJ gg Bb vv*

4. *Pp Cc JJ gg Bb vv*

Die Richtigkeit der angenommenen Genotypen hat bei einem Studium von 10 Familien mit zusammen 344 Individuen in F_3 für die Fälle 2, 3 und 4 bestätigt werden können. Das entsprechende Zahlenmaterial ist in Tab. 8 wiedergegeben. Genotypus 2 hat dihybride Spaltung (in *C* und *B*) nach folgendem Verhältnis gezeigt: 3 Münzbronze : 6 Münzbronze/Havannabraun : 3 Havannabraun : 1 Schamois : 2 Schamois/Rohseidengelb : 1 Rohseidengelb. Genotypus 3 dihybride Spaltung in den

Genpaaren $C-c$ und $P-p$ nach: 3 Münzbronze : 6 Münzbronze/Havannabraun : 3 Havannabraun : 4 Reinweiss und schliesslich hat Genotypus 4 Spaltung in den drei Genpaaren $P-p$, $C-c$ und $B-b$ nach folgendem Verhältnis gezeigt: 9 Münzbronze : 18 Münzbronze/Havannabraun : 9 Havannabraun : 3 Schamois : 6 Schamois/Rohseidengelb : 3 Rohseidengelb : 16 Reinweiss.

Die gefundenen Spaltungen stehen durchweg in Übereinstimmung mit den auf Grund der angenommenen genotypischen Konstitution er-

TABELLE 9. Spaltungen von *Bister/Maisgelb* marmoriert in F_3 der Kreuzung X.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Bister/Maisgelb marm.	Bister	Maisgelb	Schamois/Rohseidengelb marm.	Schamois	Rohseidengelb	Reinweiss	Summe
$Pp Cc JJ GG bb vv$	3538	28	12	8	—	—	—	18	66
	3539	18	10	9	—	—	—	10	47
Summen:	—	46	22	17	—	—	—	28	113
Erwartet:	—	42,37	21,19	21,19	—	—	—	28,25	—
D/m für 6:3:3:4 ...	—	0,71	0,20	1,01	—	—	—	0,05	—
$Pp Cc JJ Gg bb vv$	3536	18	19	—	7	2	—	22	68
	3537	14	6	11	5	2	5	15	58
	3540	18	4	6	2	2	3	4	39
Summen:	—	50	29	17	14	6	8	41	165
Erwartet:	—	46,42	23,20	23,20	15,47	7,73	7,73	41,25	—
D/m für 18:9:9:6:3:16.....	—	0,62	1,30	1,38	0,39	0,64	0,10	0,05	—

warteten. Auch durch die Aufspaltung dieser Testfarbe ist die angenommene Wirkung des Genpaares $C-c$ bei Homo- bzw. Heterozygotie einwandfrei bestätigt worden. Die Werte für D/m für die in Rede stehenden Spaltungszahlen (siehe Tab. 8) sind durchweg signifikativ.

Bister/Maisgelb marmoriert. Gleichwie bei der vorigen Testfarbe sind auch für diese vier Genotypen zu erwarten, nämlich:

1. $PP Cc JJ GG bb vv$
2. $PP Cc JJ Gg bb vv$
3. $Pp Cc JJ GG bb vv$
4. $Pp Cc JJ Gg bb vv$

In F_3 wurden in zusammen 5 Familien Spaltungen nach den beiden Genotypen 3 und 4 gefunden. Genotypus 3 spaltete, wie zu erwarten war, im dihybriden Verhältnis 3 Bister : 6 Bister/Maisgelb : 3 Maisgelb : 4 Reinweis und Genotypus 4 spaltete nach dem trihybriden Verhältnis: 9 Bister : 18 Bister/Maisgelb : 9 Maisgelb : 3 Schamois : 6 Schamois/Roh-

seidengelt : 3 Rohseidengelt : 16 Reinweiss. Wie aus Tab. 9 ersichtlich ist, zeigen die Werte für D/m in beiden diesen Spaltungsverhältnissen gute Übereinstimmung mit den zu erwartenden Werten an. In bezug auf den Effekt des Genpaares *C—c* gilt hier dasselbe wie für die beiden vorstehenden Testfarben.

Schamois/Rohseidengelt marmoriert. Da *Cc* für die Marmorierung Bedingung zu sein scheint und alle Genotypen in dieser Kreuzung

TABELLE 10. *Spaltungen von Schamois/Rohseidengelt marmoriert in F₃ der Kreuzung X.*

Genotypus in F ₂	Familien-Nr.	Schamois/Rohseiden-gelt mar-moriert	Schamois	Rohsei-dengelt	Rein-weiss	Summe
<i>PP Cc JJ gg bb vv</i>	11283	9	3	2	—	14
Erwartet:	—	7	3,5	3,5	—	—
D/m für 2:1:1.....	—	1,12	0,33	0,08	—	—
<i>Pp Cc JJ gg bb vv</i>	3512	29	15	17	39	100
	3567	24	8	15	21	68
Summen:	—	53	23	32	60	168
Erwartet:	—	63,00	31,50	31,50	42,00	—
D/m für 6:3:3:4...	—	1,59	1,68	0,10	2,90	—

übrigens *JJ* haben müssen, erscheinen für diese Testfarbe nur zwei Genotypen möglich, nämlich:

1. *PP Cc JJ gg bb vv* und
2. *Pp Cc JJ gg bb vv*.

Von dieser Farbe wurden in *F₃* drei Familien untersucht. Eine von diesen hat dem ersten Genotypus entsprechende Spaltung gezeigt, d. h. 1 Schamois : 2 Schamois/Rohseidengelt : 1 Rohseidengelt, zwei haben in Übereinstimmung mit Genotypus 2 gespalten: 3 Schamois : 6 Schamois/Rohseidengelt : 3 Rohseidengelt : 4 Reinweiss. Die tatsächlich erhaltenen Spaltungszahlen zeigt Tab. 10. Auch für die hier in Rede stehende Testfarbe wurde die angenommene genotypische Konstitution durch die Spaltungsergebnisse klar bestätigt.

Erwähnt sei dass die Aufspaltung von Schamois/Rohseidengelt, dem Genotypus *PP Cc Jj gg bb vv* entsprechend, von mir schon früher (LAMPRECHT 1932 a) in einer grösseren Kreuzung, Nr. XII, untersucht worden ist. Die dort veröffentlichten Ergebnisse, Spaltung in *F₂* nach dem Verhältnisse: 3 Schamois : 6 Schamois/Rohseidengelt : 3 Rohseidengelt : 1 Geschwefeltes Weiss : 2 Geschwefeltes Weiss/Reinweiss : 1 Reinweiss stehen mit den hier mitgeteilten in Einklang.

Die Ergebnisse der Kreuzung Nr. X können kurz folgendermassen zusammengefasst werden. Die untersuchten 13 Testafarben konnten auf verschiedene Kombinationen der schon bekannten 5 Genpaare $P-p$, $C-c$, $J-j$, $G-g$, $B-b$ und $V-v$ zurückgeführt werden. Neu untersucht sind von den 13 Testafarben:

Maisgelb (einfarbig): $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$,
Mineralbraun/Rhamninbraun: $PP\ Cc\ JJ\ GG\ BB\ vv$,
Münzbronze/Havannabraun: $PP\ Cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$,
Bister/Maisgelb: $PP\ Cc\ JJ\ GG\ bb\ vv$.

Heterozygotie in den Genpaaren $P-p$, $G-g$ und $B-b$, die hier untersucht worden ist, verursacht gegenüber Homozygotie keine Veränderung im Phänotypus. Die Konstitution Cc ist Bedingung für das Auftreten von Heterozygotmarmorierung. Bei solchen Samen entspricht die dunklere Farbe, die dunkleren Flecken, dem Genotypus mit CC , die des helleren Grundes dem im übrigen gleichen Genotypus mit cc .

KREUZUNG NR. XVIII, TESTAFARBE BISTER \times REINWEISS.

Wie die Rubrik angibt, wurde diese Kreuzung zwischen zwei Linien ausgeführt, deren Testafarben mit denjenigen in der eben besprochenen Kreuzung X übereinstimmen. Die eine Elternlinie, L. 35, stammte aus der deutschen niedrigen Wachsbohnsorte Hundert für Eine, Wachs, mit Bister Samen, die andere aus der französischen niedrigen Brechbohnsorte l'Inepuisable, L. 33, mit reinweissen Samen.

Die auf den Pflanzen der ersten Generation erhaltenen Samen zeigten die Testafarbe Schwarz/Graulich Indigo marmoriert. Der Linie 35 mit der Testafarbe Bister soll — laut den bisherigen Kreuzungsergebnissen zu urteilen — die Konstitution $PP\ CC\ JJ\ GG\ bb\ vv$ zukommen. Dies hat später auch bestätigt werden können. Welche Konstitution kommt nun der anderen Elternlinie, L. 33 zu? Da Schwarz in die Testafarbe der auf F_1 erhaltenen Samen eingeht, sollen diese die beiden Gene B und V in dominanter Form enthalten. Denn wie von mir früher (LAMPRECHT 1932 a, Kreuzung II) gezeigt worden ist, kann die Testafarbe Schwarz durch die beiden Genotypen $PP\ CC\ JJ\ gg\ BB\ VV$ und $PP\ CC\ JJ\ GG\ BB\ VV$ bedingt werden. Das Gen G ist hier gegenüber BV hypostatisch. Da die Samen von F_1 überdies heterozygotmarmoriert sind, sollen sie in bezug auf C heterozygot sein, und da L. 35 CC enthält, sollte — damit in F_1 Heterozygotie in C auftreten kann — L. 33 cc in ihrem Genotypus haben. Da es also sicher ist, dass die weiss-samige Linie 33 Träger von Farbgenen für die Testa ist, muss sie ferner das

TABELLE 11. F_2 der Kreuzung Nr. XVIII: L. 33 Weiss \times L. 35, Bister. Auf.

Nr.	Schwarz	Schwarz/ Graulich Indigo marmoriert	Kastanien- braun	Kastanien- braun/Agera- tumbrau marmoriert	Mineralbraun	Mineralbraun /Rhamnin- braun marmoriert
11141	13	13	1	8	4	5
11142	8	13	1	2	4	7
11143	5	8	1	4	1	4
11144	14	24	1	8	7	7
11145	9	28	1	11	7	10
11146	6	14	3	1	1	2
11147	6	15	2	1	1	2
11148	11	13	5	4	3	10
11149	9	20	5	4	4	8
11150	5	24	7	8	—	3
11151	4	9	2	3	—	4
11152	5	2	3	5	1	5
11153	8	18	3	7	1	5
11154	4	9	4	2	2	6
11155	5	12	1	3	3	4
11156	7	14	1	8	2	5
11157	14	8	8	2	4	6
11158	4	12	5	3	2	7
11159	4	4	2	6	—	5
11160	5	11	1	2	6	5
11161	8	14	1	3	—	3
11162	5	18	1	3	1	2
11163	7	11	4	3	3	4
11164	10	15	4	7	2	7
11165	3	13	1	3	2	2
Summen: ...	179	342	68	111	61	128
Erwartet: ...	174,02	348,04	58,01	116,02	58,01	116,02
D/m für 27:						
54 : 9 : 18 : 9 :						
18 : 27 : 3 : 6 :						
9 : 9 : 3 : 64	0,40	0,30	1,34	0,48	0,40	1,15

Grundgen für Pigmentierung in rezessiver Form, pp , enthalten. In bezug auf die beiden Genpaare $J-j$ und $G-g$ können wir dagegen ohne Kenntnis der Aufspaltung dieser Kreuzung in F_2 keine Schlüsse ziehen. Da diese nun gezeigt hat, dass in bezug auf diese beiden Gene keine Spaltung stattfindet, haben wir der Linie 33, aus l'Inepuisable, folgenden Genotypus zuzuschreiben: $pp cc JJ GG BB VV$.

Den auf der ersten Generation erhaltenen Samen soll demnach der Genotypus $Pp Cc Jj Gg Bb Vv$ zukommen. In Übereinstimmung hiermit haben wir in F_2 eine Aufspaltung in vier Genpaaren zu erwarten. Die erhaltenen Spaltungszahlen sind in Tab. 11 mitgeteilt. Wie aus dieser ersichtlich fand hier gleich wie in Kreuzung X eine Aufspaltung in 13 verschiedene Testafarben statt. Von diesen waren 4 marmoriert,

spaltung des Bastarden *Pp Cc JJ GG Bb Vv*, Schwarz/Graulich Indigo marmoriert.

Graulich Indigo	Bister	Bister/ Maisgelb marmoriert	Rhamnin- braun	Ageratum- blau	Maisgelb	Reinweiss	Summe
10	—	1	2	5	—	15	77
6	1	—	3	3	2	20	70
4	1	3	1	3	—	6	41
9	1	1	2	2	3	20	99
7	1	4	2	2	—	18	100
6	—	2	1	—	—	8	44
12	1	2	4	1	—	26	73
14	2	2	2	3	1	29	99
10	1	3	—	3	2	17	86
12	1	—	2	2	—	12	76
3	—	—	3	2	—	16	46
6	1	2	1	2	1	15	49
7	4	3	2	6	3	22	89
8	2	2	2	2	—	10	53
3	2	2	2	2	2	10	51
10	—	1	—	4	2	13	67
13	1	2	3	1	1	12	75
2	1	1	1	—	2	13	53
11	2	3	2	4	—	14	57
3	1	—	2	2	—	17	55
—	—	1	3	1	—	9	43
4	1	1	—	3	—	18	57
8	—	2	2	3	—	15	62
15	—	1	2	3	1	19	86
3	—	—	3	—	1	11	42
186	24	39	47	59	21	385	1650
174,02	19,34	38,67	58,01	58,01	19,34	412,50	—
0,06	1,06	0,05	1,47	0,13	0,38	1,56	—

die übrigen 9 ein- und ganzfarbig. Da alle Samen mit *pp* weisse Testa haben, ist in F_2 eine Spaltung nach 3 Pigmentiert : 1 Reinweiss zu erwarten. Folgende Zahlen wurden erhalten:

Gefunden: 1265 mit pigmentierter Testa : 385 mit farbloser Testa

Erwartet: 1237,5 » » » : 412,5 » » »

D/m für 3 : 1 = 1,56

Gleichwie in Kreuzung X finden wir hier eine einwandfreie monohybride Spaltung im Genpaar *P—p*.

Der besseren Übersichtlichkeit halber wurde auch hier die Spaltung in einer schematischen Darstellung (S. 282), umgerechnet auf die Kombinationszahl 256, wiedergegeben. Die Formeln für die verschiede-

F_1 $Pp\ Cc\ Jj$ $Gg\ Bb\ Vv$ Schwarz/ Graulich Indigo marmoriert	F_2	192 PP (196,25) mit pigment- tierter Testa	96 Cc (96,33) mit zweifarbig marmoriert Testa	48 CC (51,36) mit einfarbiger Testa	$\left\{ \begin{array}{l} 36\ BB \\ (37,11) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 27\ VV \\ 9\ vv \end{array} \right\}$	— gefunden: 27,78 — gefunden: 9,33	Schwarz $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$ Mineralbraun $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$
					$\left\{ \begin{array}{l} 12\ bb \\ (14,25) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 9\ VV \\ 3\ vv \end{array} \right\}$	— gefunden: 10,33 — gefunden: 3,72	Kastanienbraun $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$ Bister $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$
					$\left\{ \begin{array}{l} 72\ BB \\ (73,06) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 18\ VV \\ 6\ vv \end{array} \right\}$	— gefunden: 20,00 — gefunden: 17,19 — gefunden: 6,06	Schwarz/Graulich Indigo marm. $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$ Mineralbraun/Rhaminbraun marm. $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$
					$\left\{ \begin{array}{l} 36\ BB \\ (36,15) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 24\ bb \\ (23,23) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 18\ VV \\ 6\ vv \end{array} \right\}$	— gefunden: 28,85 — gefunden: 7,30 — gefunden: 9,15 — gefunden: 3,26
64 pp (59,75) mit farblos- er Testa					$\left\{ \begin{array}{l} 12\ bb \\ (12,41) \end{array} \right\}$	$\left\{ \begin{array}{l} 9\ VV \\ 3\ vv \end{array} \right\}$	— gefunden: 9,15 — gefunden: 3,26	Ageratumblau $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$ Maisgelb $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$
64 . . . — gefunden: 59,75 Reinweiß pp mit sämtlichen Kombinationen der übrigen Faktoren								

Schematische Darstellung der Aufspaltung des Bastarden $Pp\ Cc\ Jj\ Gg\ Bb\ Vv$ in F_2 der Kreuzung XVIII.

Die in Klammern und vor den Farbnamen mitgeteilten Zahlen entsprechen den tatsächlich erhaltenen, umgerechnet auf die Kombinationszahl 256.

nen Farben wurden, da mit Ausnahme in bezug auf *C* vollkommene Dominanz besteht, nur in homozygoter Form geschrieben. Den vier in bezug auf *C* heterozygoten Genotypen entsprechen die vier heterozygot-marmorierten Testafarben. Für die Spaltung einfarbige : marmorierte Samentypen wurde erhalten:

TABELLE 12. *Spaltungen von Schwarz in F₃ der Kreuzung XVIII.*

Genotypus in <i>F</i> ₂	Familien-Nr.	Schwarz	Kastanien-braun	Mineral-braun	Bister	Rein-weiss	Summe
<i>PP CC JJ GG Bb Vv</i>	17724	20	8	5	5	—	38
	17727	18	5	9	3	—	35
Summen:.....	—	38	13	14	8	—	73
Erwartet:	—	41,06	13,63	13,69	4,56	—	—
D/m für 9:3:3:1...	—	0,72	0,21	0,10	1,66	—	—
<i>Pp CC JJ GG BB Vv</i>	3912	15	—	5	—	3	23
Erwartet:	—	12,04	—	4,31	—	5,75	—
D/m für 9:3:4.....	—	0,90	—	0,37	—	1,32	—
<i>Pp CC JJ GG Bb VV</i>	3924	4	2	—	—	3	9
	3965	17	5	—	—	5	27
Summen:.....	—	21	7	—	—	8	36
Erwartet:	—	20,25	6,75	—	—	9,00	—
D/m für 9:3:4.....	—	0,25	0,11	—	—	0,39	—
<i>Pp CC JJ GG Bb Vv</i>	3919	7	5	1	2	3	18
	3926	5	1	4	—	7	17
	3936	6	4	1	2	5	18
	17723	14	3	5	4	12	38
	17725	16	4	5	2	6	33
	17726	14	3	2	—	7	26
Summen:.....	—	62	20	18	10	40	150
Erwartet:	—	63,29	21,09	21,09	7,03	37,50	—
D/m für 27:9:9:3: :16	—	0,21	0,26	0,73	1,15	0,47	—

Gefunden: 645 einfarbige : 620 marmorierte

Erwartet: 632,5 » : 632,5 »

D/m für 1 : 1 = 0,70

Diesem Verhältnis liegt die Spaltung nach 1 *CC* : 2 *Cc* : 1 *cc* zugrunde. Für dieses Verhältnis erhalten wir folgende Zahlen:

Gefunden: 332 *CC* (einfarbig) : 620 *Cc* (marmor.) : 313 *cc* (einfarbig)

Erwartet: 316,25 » » : 632,5 » » : 316,25 » »

D/m für

1 : 2 : 1 = 1,02

0,70

0,21

Die gefundenen Zahlen zeigen gute Übereinstimmung mit den theoretisch erwarteten.

Alles was in der früher besprochenen Kreuzung X in bezug auf das Genpaar $C-c$ gesagt worden ist, hat auch in Kreuzung XVIII bestätigt werden können, weshalb hier auf die dortige Diskussion verwiesen sei. Wenn wir ferner die schematische Darstellung der Aufspaltung in F_2 von Kreuzung XVIII betrachten, finden wir in bezug auf den Bau des Schemas vollkommene Übereinstimmung mit dem für Kreuzung X. Hier wie dort findet eine Spaltung im Grundgen P sowie in drei Farb-

TABELLE 13. *Spaltungen von Mineralbraun in F_2 der Kreuzung XVIII*

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Mineralbraun	Bister	Reinweiss	Summe
$PP\ CC\ JJ\ GG\ Bb\ vv$	3929	13	6	—	19
	17708	30	7	—	37
	17711	27	7	—	34
Summen:	—	70	20	—	90
Erwartet:	—	67,50	22,50	—	—
D/m für 3:1	—	0,61	—	—	—
$PP\ CC\ JJ\ GG\ Bb\ vv$	3923	18	4	2	14
	3935	11	7	2	20
	3951	12	2	4	18
	17709	19	9	8	36
	17710	14	10	14	38
	17712	22	7	5	34
Summen:	—	86	39	35	160
Erwartet:	—	90,00	30,00	40,00	—
D/m für 9:3:4	—	0,64	0,20	0,91	—
$Pp\ CC\ JJ\ GG\ BB\ vv$	3947	4	—	2	6
Erwartet:	—	4,50	—	1,50	—
D/m für 3:1	—	0,47	—	—	—

genen statt. Der einzige Unterschied besteht darin, dass in Kreuzung XVIII das Genpaar $V-v$ anstatt $G-g$ spaltet. Dies hat zur Folge dass die Hälfte der pigmentierten Samentypen eine andere Testfarbe aufweist. Neu gegenüber Kreuzung X sind demnach: Schwarz, Kastanienbraun, Graulich Indigo und Ageratumbrau, sowie die zwei marmorierten Typen Schwarz/Graulich Indigo und Kastanienbraun/Ageratumbrau. Es dürfte daher genügen wenn bei der Besprechung der F_2 -Ergebnisse, die die genotypische Konstitution der einzelnen Farbtypen klarlegen, nur obige 6 eingehender erörtert werden.

Schwarz (einfarbig). Dieser Testfarbe sollen laut früher Mitgeteiltem die beiden homozygoten Genotypen $PP\ CC\ JJ\ GG\ BB\ VV$ und $PP\ CC\ JJ\ gg\ BB\ VV$ zukommen. Heterozygotie in C erscheint hier wegen Einfarbigkeit der Samen ausgeschlossen. Da ferner alle Typen sowohl

JJ wie *GG* haben müssen, erscheinen folgende acht Genotypen in F_2 möglich:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP CC JJ GG BB VV</i> | 5. <i>Pp CC JJ GG BB VV</i> |
| 2. <i>PP CC JJ GG BB Vv</i> | 6. <i>Pp CC JJ GG BB Vv</i> |
| 3. <i>PP CC JJ GG Bb VV</i> | 7. <i>Pp CC JJ GG Bb VV</i> |
| 4. <i>PP CC JJ GG Bb Vv</i> | 8. <i>Pp CC JJ GG Bb Vv</i> |

TABELLE 14. Spaltungen von Kastanienbraun in F_3 der Kreuzung XVIII.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Spaltung in F_3			
		Kastanienbraun	Bister	Reinweiss	Summe
<i>PP CC JJ GG bb Vv</i>	3907	9	8	—	17
	3956	14	4	—	18
Summen:	—	23	12	—	35
Erwartet:	—	26,25	8,75	—	—
D/m für 3:1	—	1,27	—	—	—
<i>Pp CC JJ GG bb VV</i>	3959	12	—	8	20
	17713	31	—	8	39
Summen:	—	43	—	16	59
Erwartet:	—	44,25	—	14,75	—
D/m für 3:1	—	0,38	—	—	—
<i>Pp CC JJ GG bb Vv</i>	17714	20	2	11	33
	17715	24	1	10	35
	17716	15	4	9	28
	17717	27	8	4	39
Summen:	—	86	15	34	135
Erwartet:	—	76,31	25,44	33,25	—
D/m für 9:3:4	—	1,68	2,30	0,15	—

Unter den 11 Familien mit Testfarbe Schwarz, die in F_3 dieser Kreuzung untersucht worden sind, wurde Spaltung nach Genotypus 4, 6, 7 und 8 konstatiert. Die hierfür erhaltenen Spaltungszahlen sind in Tab. 12 zusammengestellt und zeigen durchweg gute Übereinstimmung mit den erwarteten.

Mineralbraun (einfarbig). Diese Testfarbe kann in vorliegender Kreuzung mit vier Genotypen auftreten, nämlich:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP CC JJ GG BB vv</i> | 3. <i>Pp CC JJ GG BB vv</i> |
| 2. <i>PP CC JJ GG Bb vv</i> | 4. <i>Pp CC JJ GG Bb vv</i> |

Von diesen wurden in 10 Familien in F_3 Spaltungen laut den Genotypen 2, 3 und 4 festgestellt. Vergleiche Tab. 13. Mineralbraun wird also im homozygoten Zustande durch den Genotypus *PP CC JJ GG BB vv*

bedingt. Damit stehen auch die Ergebnisse in Kreuzung X (Tab. 2) im Einklang.

Kastanienbraun (einfarbig). Für diese Testafarbe ist schon früher (LAMPRECHT 1932 a) die Formel *PP CC JJ GG bb VV* angegeben worden. Da Heterozygotie in *C* zufolge der Einfarbigkeit der Testa ausgeschlossen erscheint, verbleiben hier wie bei der vorigen Farbe vier verschiedene Genotypen möglich. Diese sind:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP CC JJ GG bb VV</i> | 3. <i>Pp CC JJ GG bb VV</i> |
| 2. <i>PP CC JJ GG bb Vv</i> | 4. <i>Pp CC JJ GG bb Vv</i> |

Von diesen wurden in F_3 in zusammen 8 Familien Spaltungen erhalten, die den drei Genotypen 2, 3 und 4 entsprechen. Die erhaltenen Zahlen

TABELLE 15. *Spaltung von Bister in F_3 der Kreuzung XVIII.*

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Bister	Reinweiss	Summe
<i>Pp CC JJ GG bb vv</i>	3938	12	8	20
	17699	23	7	30
	17701	30	7	37
	17702	32	7	39
Summen:.....	—	97	29	126
Erwartet:	—	94,50	31,50	—
D/m für 3:1	—	0,52	—	—

sind in Tab. 14 wiedergegeben. Genotypus 2 hat, wie zu erwarten, monohybrid im Verhältnisse 3 Kastanienbraun : 1 Bister gespalten. Genotypus 3 hat gleichfalls monohybrid, jedoch nach 3 Kastanienbraun : 1 Reinweiss gespalten. Und schliesslich wurde für Genotypus 4 die dihybride Spaltung 9 Kastanienbraun : 3 Bister : 4 Reinweiss festgestellt. Damit ist der Genotypus für Kastanienbraun durch eine weitere Reihe von Kreuzungsergebnissen bestätigt.

Bister (einfarbig). Der diese Testafarbe verursachende Genotypus, *PP CC JJ GG bb vv*, ist von mir schon mehrmals festgestellt worden. In vorliegender Kreuzung ist in bezug auf diesen, da sowohl *C* wie *J* und *G* in doppelt dominanter Dosis vorhanden sein müssen, nur mit zwei Genotypen zu rechnen, nämlich

1. *PP CC JJ GG bb vv* und 2. *Pp CC JJ GG bb vv*.

Beide diese konnten festgestellt werden. Der konstante Typus (1) trat in einer F_3 -Familie mit 39 Individuen auf, der im Verhältnis 3 Bister : 1 Reinweiss spaltende (2) in 4 F_3 -Familien mit zusammen 126 Individuen (siehe Tab. 15). Eine weitere Diskussion erscheint hier überflüssig.

Graulich Indigo (einfarbig). Die genotypische Konstitution dieser eigentümlichen und charakteristischen Testafarbe ist bisher nicht sicher gestellt gewesen. KRISTOFFERSON (1924) hat diese Farbe in einer Probe der schwedischen Brechbohnsensorte »Steninge Hybrid» angetroffen und

TABELLE 16. *Spaltungen von Graulich Indigo in F₃ von Kreuzung XVIII.*

Genotypus in F ₂	Famili- en-Nr.	Graulich Indigo	Rham- nin- braun	Agera- tum- blau	Mais- gelb	Rein- weiss	Summe
<i>PP cc JJ GG Bb VV</i>	3948	13	—	4	—	—	17
Erwartet:	—	12,75	—	4,25	—	—	—
D/m für 3:1	—	0,14	—	—	—	—	—
<i>PP cc JJ GG BB Vv</i>	3945	5	2	—	—	—	7
	3949	15	5	—	—	—	20
	17719	30	7	—	—	—	37
Summen:	—	50	14	—	—	—	64
Erwartet:	—	48,00	16,00	—	—	—	—
D/m für 3:1	—	0,58	—	—	—	—	—
<i>PP cc JJ GG Bb Vv...</i>	3920	13	3	2	—	—	18
	3964	19	6	8	4	—	37
Summen:	—	32	9	10	4	—	55
Erwartet:	—	30,94	10,31	10,31	3,44	—	—
D/m für 9:3:3:1	—	0,29	0,45	0,11	0,31	—	—
<i>Pp cc JJ GG BB VV</i>	3922	8	—	—	—	2	10
Erwartet:	—	7,50	—	—	—	2,50	—
D/m für 3:1	—	0,37	—	—	—	—	—
<i>Pp cc JJ GG Bb Vv...</i>	3910	6	2	3	4	4	19
	3952	11	—	3	—	5	19
	3961	8	2	3	1	6	20
	17719	19	8	3	—	9	39
	17720	17	6	6	2	5	36
	17721	11	3	11	2	10	37
Summen:	—	72	21	29	9	39	170
Erwartet:	—	71,73	23,09	23,09	7,97	42,50	—
D/m für 27:9:9:3:16	—	0,04	0,47	1,32	0,37	0,62	—

mit dem Namen *Steel blue color* bezeichnet. Auf diesen Fall soll weiter unten zurückgekommen werden.

Da diese Farbe zu den einfarbigen gehört, muss das Gen *C* in homozygoter Form, *CC* oder *cc*, vorhanden sein. Da es in *F₃*-Familien dieser Farbe ferner zur Auspaltung von Rhamninbraun und Maisgelb kommt (siehe Tab. 16), die beide *C* in doppelt rezessiver Dosis enthalten, muss dies offenbar auch mit Graulich Indigo der Fall sein. Wir haben also diese Testafarbe durch die Formel *PP cc JJ GG BB VV* auszudrücken.

Da die drei Gene *C*, *J* und *G* also homozygot auftreten, kann für Graulich Indigo in vorliegender Kreuzung Heterozygotie höchstens in den 3 Genpaaren *P—p*, *B—b* und *V—v* vorkommen. Die dann möglichen Genotypen sind:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP cc JJ GG BB VV</i> | 5. <i>Pp cc JJ GG BB VV</i> |
| 2. <i>PP cc JJ GG BB Vv</i> | 6. <i>Pp cc JJ GG BB Vv</i> |
| 3. <i>PP cc JJ GG Bb VV</i> | 7. <i>Pp cc JJ GG Bb VV</i> |
| 4. <i>PP cc JJ GG Bb Vv</i> | 8. <i>Pp cc JJ GG Bb Vv</i> |

TABELLE 17. Spaltungen von Rhamninbraun in F_3 der Kreuzung XVIII.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Rhamnin-braun	Maisgelb	Reinweiss	Summe
<i>Pp cc JJ GG BB vv</i>	3911	13	—	5	18
	17696	24	—	12	36
Summen:	—	37	—	17	54
Erwartet:	—	40,50	—	13,50	—
D/m für 3:1	—	1,10	—	—	—
<i>Pp cc JJ GG Bb vv</i>	17694	22	9	8	39
	17695	20	10	10	40
	17697	23	12	4	39
	17698	21	8	10	39
Summen:	—	86	39	32	157
Erwartet:	—	88,31	29,44	39,25	—
D/m für 9:3:4	—	0,37	1,96	1,34	—

In F_3 wurde Spaltung laut 5 von diesen 8 Genotypen beobachtet. Insgesamt wurden 13 Familien untersucht. Diese zeigten (siehe Tab. 16) Spaltungen nach den Genotypen 2, 3, 4, 5 und 8.

Genotypus 2 ist nur in *V* heterozygot und zeigte dementsprechend monohybride Spaltung nach dem Verhältnis 3 Graulich Indigo : 1 Rhamninbraun.

Genotypus 3 ist nur in *B* heterozygot und spaltet in Übereinstimmung hiermit monohybrid nach dem Verhältnis 3 Graulich Indigo : 1 Ageratumblau. Aus dieser Spaltung ergibt sich die genotypische Konstitution der bisher nicht untersuchten Testfarbe Ageratumblau, die also zu schreiben ist: *PP cc JJ GG bb VV*.

Genotypus 4 ist sowohl in bezug auf *B* wie *V* heterozygot. Hier ist dihybride Spaltung zu erwarten. Wie aus Tab. 16 zu ersehen ist entsprechen die gefundenen Zahlen dem Verhältnis 9 Graulich Indigo : 3 Rhamninbraun : 3 Ageratumblau : 1 Maisgelb.

Genotypus 5 ist nur in bezug auf das Grundgen *P* heterozygot. Hier

soll es daher nur zur Abspaltung von reinweissen Samen kommen. Das gefundene monohybride Spaltungsverhältnis 3 Graulich Indigo : 1 Reinweiss entspricht dieser Erwartung.

Schliesslich wurde Spaltung dem Genotypus 8 entsprechend gefunden. Dieser ist in drei Genen heterozygot. In Übereinstimmung hiermit hat das Spaltungsverhältnis 27 Graulich Indigo : 9 Rhamninbraun : 9 Ageratumbrau : 3 Maisgelb : 16 Reinweiss in 6 Familien mit zusammen 170 Individuen konstatiert werden können.

TABELLE 18. *Spaltungen von Ageratumbrau in F₃ der Kreuzung XVIII.*

Genotypus in F ₂	Familien-Nr.	Ageratumbrau	Maisgelb	Reinweiss	Summe
<i>PP cc JJ GG bb Vv</i>	17722	25	8	—	33
Erwartet:	—	24,75	8,25	—	—
D/m für 3:1	—	0,10	—	—	—
<i>Pp cc JJ GG bb VV</i>	3915	16	—	2	18
	3918	3	—	1	4
	3934	16	—	3	19
	17694	21	—	7	28
Summen:	—	56	—	13	69
Erwartet:	—	51,75	—	17,25	—
D/m für 3:1	—	1,18	—	—	—
<i>Pp cc JJ GG bb Vv</i>	3946	11	2	5	21
	17691	24	7	6	37
	17703	20	6	7	33
	17705	27	6	5	38
	17706	20	6	12	38
	17707	22	5	9	36
Summen:	—	124	32	44	200
Erwartet:	—	112,50	37,50	50,00	—
D/m für 9:3:4	—	1,64	1,00	0,98	—

Wie aus Tab. 16 ferner hervorgeht, sind die Werte für D/m für die oben angeführten Spaltungen durchweg signifikativ.

Rhamninbraun (einfarbig). Laut früheren Kreuzungsergebnissen ist der dieser Farbe entsprechende Genotypus *PP cc JJ GG BB vv*. In der vorliegenden Kreuzung sollen daher nur vier verschiedene Genotypen vorkommen können. Diese sind:

1. *PP cc JJ GG BB vv*
2. *PP cc JJ GG Bb vv*
3. *Pp cc JJ GG BB vv*
4. *Pp cc JJ GG Bb vv*

In 6 F₃-Familien wurde Spaltung den Genotypen 3 und 4 entsprechend gefunden. Da die genotypische Konstitution von *Rhamninbraun* schon

früher klargelegt worden ist, dürfte hier ein Hinweis auf die in Tab. 17 mitgeteilten Spaltungsergebnisse genügen.

Ageratumbrau (einfarbig). Der dieser Testafarbe zugrunde liegende Genotypus konnte schon bei der Aufspaltung von Graulich Indigo nachgewiesen werden. Er ist (homozygot) *PP cc JJ GG bb VV*. Da *J* und *G* in vorliegender Kreuzung konstant doppelt dominant vorkommen, kann für *Ageratumbrau* nur Heterozygotie in den beiden Faktoren *P* und *V* auftreten, was den vier folgenden Genotypen entspricht:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP cc JJ GG bb VV</i> | 3. <i>Pp cc JJ GG bb VV</i> |
| 2. <i>PP cc JJ GG bb Vv</i> | 4. <i>Pp cc JJ GG bb Vv</i> |

TABELLE 19. Spaltung von Maisgelb in F_3 der Kreuzung XVIII.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Maisgelb	Reinweiss	Summe
<i>Pp cc JJ GG bb vv</i>	17692	26	14	40
	17693	26	10	36
Summen:.....	—	52	24	76
Erwartet:	—	57,00	19,00	—
D/m für 3:1	—	1,32	—	—

In zusammen 11 F_3 -Familien wurde Spaltung den Genotypen 2, 3 und 4 entsprechend festgestellt. Die erhaltenen Resultate sind in Tab. 18 mitgeteilt. Dem Genotypus 1 entsprechende, konstante Familien wurden nicht gefunden, was aber infolge der relativ kleinen Anzahl Familien leicht erklärlich ist.

Genotypus 2 ist nur in *V* heterozygot. Wie zu erwarten war, wurde monohybride Spaltung nach dem Verhältnis 3 *Ageratumbrau* : 1 *Maisgelb* gefunden.

Genotypus 3 ist nur im Grundgen *P* heterozygot. Für die diesem Typus entsprechenden Familien wurde in Übereinstimmung hiermit das Spaltungsverhältnis 3 *Ageratumbrau* : 1 *Reinweiss* gefunden.

Schliesslich ist Genotypus 4 mit Hinsicht auf *P* und *V* heterozygot. Hier ist also dihybride Spaltung zu erwarten. Wie Tab. 18 zeigt, entsprechen die gefundenen Zahlen dem Verhältnis 9 *Ageratumbrau* : 3 *Maisgelb* : 4 *Reinweiss*.

Damit erscheint die genotypische Konstitution von *Ageratumbrau*, *PP cc JJ GG bb VV* entsprechend, gesichert.

Maisgelb (einfarbig). Der dieser Testafarbe zugrunde liegende Genotypus, *PP cc JJ GG bb vv*, wurde schon in Kreuzung X klargelegt. Da in vorliegender Kreuzung sämtliche Typen *JJ* und *GG* haben, ist für

Maisgelb Heterozygotie nur in P zu erwarten. Es wurden 2 F_3 -Familien untersucht, die eine entsprechende Spaltung zeigten, nämlich nach dem Verhältnis 3 Maisgelb : 1 Reinweiss (siehe Tab. 19).

Schwarz/Graulich Indigo, marmoriert. Es ist dies die Testafarbe der auf F_1 erhaltenen Samen, die dem Genotypus $Pp Cc JJ GG Bb Vv$ entsprechen sollen. In Übereinstimmung mit der Heterozygotmarmorierung müssen hier sämtliche Genotypen Cc haben. Die verschiedenen Kombinationsmöglichkeiten der drei Genpaare $P-p$, $B-b$ und $V-v$ geben folgende acht Genotypen:

- | | |
|------------------------|------------------------|
| 1. $PP Cc JJ GG BB VV$ | 5. $Pp Cc JJ GG BB VV$ |
| 2. $PP Cc JJ GG BB Vv$ | 6. $Pp Cc JJ GG BB Vv$ |
| 3. $PP Cc JJ GG Bb VV$ | 7. $Pp Cc JJ GG Bb VV$ |
| 4. $PP Cc JJ GG Bb Vv$ | 8. $Pp Cc JJ GG Bb Vv$ |

Die Spaltung dieser Genotypen wurde in F_3 in zusammen 15 Familien untersucht. Sie haben in bezug auf die Wirkung des Genpaares $C-c$ ein analoges Resultat ergeben, wie es für die Testafarbe Mineralbraun/Rhamninbraun in der vorstehenden Kreuzung X besprochen worden ist. In jedem Spaltungstypus konnte das Grundverhältnis: 1 CC (einfarbig) : 2 Cc (heterozygotmarmoriert) : 1 cc (einfarbig) festgestellt werden, entweder als solches oder durch Kombination mit Heterozygotie in anderen Genen erweitert. Genotypus 8 hat die für F_2 mitgeteilte Spaltung gezeigt. Von einer Wiedergabe des diesbezüglichen Zahlenmaterials nehme ich hier teils wegen Analogie mit F_2 , teils um eine Überlastung zu vermeiden, Abstand.

In diesem Zusammenhange sei erwähnt, dass KRISTOFFERSON (1924) die Aufspaltung eines in der schwedischen Brechbohnsensorte »Steninge Hybrid« gefundenen, offenbar heterozygotmarmorierten Samentypus beschrieben hat. Dieser Samentypus zeigte die Farbe Schwarz/Braun marmoriert. Die von KRISTOFFERSON gefundene Spaltung war: 1 Schwarz (Black) : 2 Schwarz/Braun marm. (mottled black and brown) : 1 Steel Blue. Letztere Farbe charakterisiert er als Stahlblau auf braunem Grunde. Die so erhaltenen marmorierten Samen spalteten in den nächsten Generationen wiederum in oben angeführter Weise. Da ich schon früher KRISTOFFERSONS Steel Blue mit meinem Graulich Indigo identifiziert habe, kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass die von ihm gefundene Spaltung mit der dem oben angeführten Genotypus 1 entsprechenden identisch ist. In Formeln ausgedrückt wäre also KRISTOFFERSONS Spaltung folgendermassen zu schreiben:

1 *PP CC JJ GG BB VV* : 2 *PP Cc JJ GG BB VV* : 1 *PP cc JJ GG BB VV*
 Schwarz Schwarz/Graulich Indigo Graulich Indigo

TABELLE 20. *Spaltungen von Mineralbraun/Rhamninbraun marmoriert in F₃ der Kreuzung XVIII.*

Genotypus in F ₃	Familien-Nr.	Mineralbraun/ Rhamnin- braun marm.	Mineralbraun	Rhamnin- braun	Bister/Mais- gelb marm.	Bister	Maisgelb	Reinweiss	Summe
<i>PP Cc JJ GG BB vv</i>	3913	11	3	4	—	—	—	—	—
Erwartet:	—	9,00	4,50	4,50	—	—	—	—	—
D/m für 2:1:1	—	0,94	0,82	0,27	—	—	—	—	—
<i>PP Cc JJ GG Bb vv</i>	3940	6	4	—	—	1	—	—	11
	17733	14	8	8	2	—	1	—	33
Summen:	—	20	12	8	2	1	1	—	44
Erwartet:	—	16,50	8,25	8,25	5,50	2,75	2,75	—	—
D/m für 6:3:3:2:1:1	—	1,09	1,43	0,10	1,59	1,08	1,08	—	—
<i>Pp Cc JJ GG BB vv</i>	17734	11	4	6	—	—	—	7	28
	17735	11	8	4	—	—	—	15	38
	17736	9	8	10	—	—	—	10	37
	17737	9	8	10	—	—	—	9	36
Summen:	—	40	28	30	—	—	—	41	139
Erwartet:	—	52,13	26,06	26,06	—	—	—	34,75	—
D/m für 6:3:3:4 ...	—	1,38	0,42	0,86	—	—	—	1,22	—
<i>Pp Cc JJ GG Bb vv</i>	3903	2	—	5	2	1	3	6	19
	3941	7	2	4	1	1	1	3	19
	3935	8	3	2	—	1	—	6	20
Summen:	—	17	5	11	3	3	4	15	58
Erwartet:	—	16,31	8,16	8,16	5,43	2,72	2,72	14,50	—
D/m für 18:9:9:6: 3:3:16	—	0,20	1,10	1,07	1,09	0,06	0,25	0,15	—

Mineralbraun/Rhamninbraun, marmoriert. Die einfachste Konstitution für diese Farbe, *PP Cc JJ GG BB vv*, wurde schon in voriger Kreuzung, Nr. X, nachgewiesen. In vorliegender Kreuzung sind für diese Farbe nur vier verschiedene Genotypen möglich, nämlich:

1. *PP Cc JJ GG BB vv*
2. *PP Cc JJ GG Bb vv*
3. *Pp Cc JJ GG BB vv*
4. *Pp Cc JJ GG Bb vv*

Sämtliche diese Genotypen sind, wie aus Tab. 20 hervorgeht, in ihrer Aufspaltung in F₃ untersucht worden. Wie aus der genannten Tabelle ersichtlich, stehen die gefundenen Spaltungsresultate durchweg mit den auf Grund der angeführten genotypischen Konstitution erwart-

teten in Übereinstimmung. Auch hier wird durch die Aufspaltung die angenommene Wirkung des Genpaares $C-c$ bei Homo- bzw. Heterozygotie einwandfrei bestätigt. Die Werte für D/m sind durchweg signifikativ.

Kastanienbraun/Ageratumbrau, marmoriert. Die dieser Testafarbe zugrundeliegende genotypische Konstitution ist bisher unbekannt gewesen. Der die Testafarbe Kastanienbraun bedingende Genotypus ist, wie früher bewiesen (LAMPRECHT 1932 a), $PP Cc JJ GG bb VV$; der von Ageratumbrau laut Vorstehendem: $PP cc JJ GG bb VV$. Angesichts der

TABELLE 21. Spaltungen von *Kastanienbraun/Ageratumbrau* marmoriert in F_3 der Kreuzung XVIII.

Genotypus in F_2	Familien-Nr.	Kastanienbraun/ Ageratumbrau marmoriert	Kastanienbraun	Ageratumbrau	Bister/Maisgelb marmoriert	Bister	Maisgelb	Reinweiss	Summe
$PP Cc JJ GG bb VV$	3916 17738	12 21	3 10	3 7	— —	— —	— —	— —	18 38
Summen:	—	33	13	10	—	—	—	—	56
Erwartet:	—	28,00	14,00	14,00	—	—	—	—	—
D/m für 2:1:1	—	1,34	0,31	1,23	—	—	—	—	—
$Pp Cc JJ GG bb Vv$	3921 3937 3958 17739 17741 17742	6 8 6 9 11 9	3 5 — 13 2 3	1 1 4 5 7 10	3 1 1 — 2 1	— 3 — — 3 2	— — — 3 1 1	5 2 2 6 11 6	18 20 13 36 37 32
Summen:	—	49	26	28	8	8	5	32	156
Erwartet:	—	43,87	21,04	21,04	14,63	7,31	7,31	39,00	—
D/m für 18:9:9:6: 3:3:16	—	0,91	0,94	1,40	1,47	0,26	0,88	1,29	—

oben mehrfach nachgewiesenen Wirkung von Cc haben wir für *Kastanienbraun/Ageratumbrau* folgenden Genotypus anzunehmen: $PP Cc JJ GG bb VV$. Unter Berücksichtigung dass $Cc JJ GG$ im vorliegenden Falle als konstant anzunehmen sind, können für die genannte Testafarbe nur vier verschiedene Genotypen in Frage kommen, nämlich:

1. $PP Cc JJ GG bb VV$
2. $PP Cc JJ GG bb Vv$
3. $Pp Cc JJ GG bb VV$
4. $Pp Cc JJ GG bb Vv$

Von diesen Genotypen sind, wie Tab. 21 zeigt, Nr. 1 und 4 in F_3 in zusammen 8 Familien untersucht worden.

Genotypus 1 ist nur in bezug auf C heterozygot und zeigte in Über-

einstimmung hiermit Spaltung nach dem Verhältnis 1 Kastanienbraun : 2 Kastanienbraun/Ageratumbrau : 1 Ageratumbrau.

Genotypus 4 ist heterozygot in den drei Genpaaren $P-p$, $C-c$ und $V-v$. Wie erwartet wurde hier trihybride Spaltung nach folgendem Verhältnis beobachtet: 9 Kastanienbraun : 18 Kastanienbraun/Ageratum-

TABELLE 22. Spaltungen von Bister/Maisgelb marmoriert in F_3 der Kreuzung XVIII.

Genotypus in F_2	Familien-Nr	Bister/Maisgelb marm.	Bister	Maisgelb	Reinweiss	Summe
$PP Cc JJ GG bb vv$	3902	8	2	2	—	12
	17729	17	12	6	—	35
Summen:	—	25	14	8	—	47
Erwartet:	—	23,50	11,75	11,75	—	—
D/m für 1:2:1	—	0,44	0,76	1,26	—	—
$Pp Cc JJ GG bb vv$	17728	14	7	5	7	33
	17730	14	8	10	7	39
	17731	12	6	5	4	27
	17732	15	7	8	7	37
Summen:	—	55	28	28	25	136
Erwartet:	—	51,00	25,50	25,50	34,00	—
D/m für 6:3:3:4	—	0,71	0,55	0,55	1,78	—

blau : 9 Ageratumbrau : 3 Bister : 6 Bister/Maisgelb : 3 Maisgelb : 16 Reinweiss.

Auch für diese Testfarbe konnte also der angenommene Effekt von Cc bestätigt werden. Die in Tab. 21 mitgeteilten, gefundenen Zahlen stehen in guter Übereinstimmung mit den theoretisch erwarteten.

Bister/Maisgelb, marmoriert. Diese Testfarbe kann in vorliegender Kreuzung ausser in C nur in P heterozygot sein. Hierdurch ergeben sich zwei verschiedene Genotypen, nämlich:

1. $PP Cc JJ GG bb vv$ und 2. $Pp Cc JJ GG bb vv$.

Eine diesen beiden Genotypen entsprechende Aufspaltung wurde in 6 F_3 -Familien studiert. Die erhaltenen Zahlen sind in Tab. 22 wiedergegeben. Genotypus 1 spaltete wie zu erwarten im monohybriden Verhältnis 1 Bister : 2 Bister/Maisgelb : 1 Maisgelb. Genotypus 2 im dihybriden Verhältnis 3 Bister : 6 Bister/Maisgelb : 3 Maisgelb : 4 Reinweiss. Die in Tab. 22 mitgeteilten Werte für D/m für obige Spaltungen sind durchweg signifikativ.

Die Ergebnisse der Kreuzung XVIII können kurz folgendermassen zusammengefasst werden. Gleichwie in Kreuzung X entsprechen den

hier ausspaltenden 13 Testafarben verschiedene Kombinationen der 5 Genpaare $P-p$, $C-c$, $J-j$, $G-g$, $B-b$ und $V-v$. Neu untersucht sind von diesen 13 Testafarben folgende:

Graulich Indigo (einfarbig): $PP\ cc\ JJ\ GG\ BB\ VV$,

Ageratumbrau (einfarbig): $PP\ cc\ JJ\ GG\ bb\ VV$,

Schwarz/Graulich Indigo: $PP\ Cc\ JJ\ GG\ BB\ VV$,

Kastanienbraun/Ageratumbrau: $PP\ Cc\ JJ\ GG\ bb\ VV$.

Wie bereits früher festgestellt worden ist, verursachten die Gene P , B und V in heterozygoter Dosis den gleichen Phänotypus wie in homozygoter. Sämtliche hier untersuchten Genotypen mit Cc haben sich als heterozygotmarmoriert erwiesen, wobei die dunkleren Flecken der Marmorierung dem Genotypus mit CC , die des helleren Grundes dem im übrigen gleichen Genotypus mit cc entsprechen.

KREUZUNG NR. VI, TESTAFARBE GESCHWEFELTES WEISS \times REINWEISS UND KREUZUNG NR. XLVIII, TESTAFARBE HAVANNABRAUN \times GESCHWE- FELTES WEISS.

In diesem Abschnitt sollen zwei Kreuzungen gemeinsam behandelt werden, da sich diese beiden, soweit es sich um die genotypische Konstitution für Testafarbe handelt, nur im Grundgen für Pigmentierung, P , unterscheiden.

Kreuzung VI wurde ausgeführt zwischen Linie 29 aus der niedrigen französischen Brechbohnsensorte *de la Chine* und Linie 28 aus der niedrigen schwedischen Schwerbohnsensorte *Favorit*. L. 29 hat die Testafarbe Geschwefeltes Weiss, L. 28 Reinweiss. Über die Aufspaltung von Hülseneigenschaften in dieser Kreuzung wurde von mir früher (LAMPRECHT 1932 b) berichtet. Die genotypische Konstitution dieser beiden Linien mit Hinsicht auf Grundgen und Farbgene für Testafarbe ist von vornherein sicher bekannt gewesen (LAMPRECHT 1932 a, 1932 d). L. 29 hat den Genotypus $PP\ CC\ jj\ gg\ bb\ vv$ (R wird hier stets weggelassen), L. 28 $pp\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$ (siehe übrigens Einleitung zu Kreuzung X).

Kreuzung XLVIII wurde ausgeführt zwischen der eben erwähnten Linie 29 mit der Testafarbe Geschwefeltes Weiss und Linie 11 mit der Testafarbe Havannabrau. Letzterer Farbe entspricht, wie aus Vorstehendem hervorgeht, der Genotypus $PP\ cc\ JJ\ gg\ BB\ vv$. L. 11 zeigte diese Farbe, war aber genetisch noch nicht untersucht worden. L. 11 stammt aus der deutschen niedrigen Brechbohnsensorte Graue Spargel.

Diese wird namentlich durch ihre schwach grünlich graue Hülsenfarbe charakterisiert.

Unter Bezugnahme auf eben Mitgeteiltes sollte dem Bastard in Kreuzung VI für Testafarbe die Konstitution $Pp Cc Jj gg Bb vv$ zukommen, und demjenigen in Kreuzung XLVIII $PP Cc Jj gg Bb vv$. Er sollte also in beiden Fällen die gleiche Testafarbe, nämlich *Münzbronze/Havannabraun* marmoriert zeigen. Dies ist auch tatsächlich der Fall gewesen. Der einzige Unterschied soll darin bestehen, dass der Bastard in Kreuzung VI in bezug auf das Grundgen heterozygot, derjenige in Kreuzung XLVIII homozygot ist. Die Spaltungsergebnisse haben dies auch bestätigt.

Wenn wir nun von der Spaltung im Genpaar $P—p$ in Kreuzung VI, die das Verhältnis 3 Pigmentiert : 1 Farblos bedingt, absehen, haben wir in beiden genannten Kreuzungen eine Aufspaltung in zwölf verschiedene Testafarben zu erwarten. In Übereinstimmung mit dem was früher hinsichtlich der Wirkung von Cc festgestellt worden ist, sollen von diesen zwölf Typen acht einfarbig und ganzfarbig, die übrigen vier heterozygotmarmoriert sein. Wir hätten also trihybride Spaltung in den drei Genpaaren $C—c$, $J—j$ und $B—b$ laut folgendem Schema zu erwarten. Die Formeln sind ohne Rücksicht auf Heterozygotie in J und B geschrieben, da hier vollkommene Dominanz besteht. Kombinationszahl = 64.

CC (einfarbig)	{	9 $PP CC JJ gg BB vv$, Münzbronze
		3 $PP CC JJ gg bb vv$, Schamois
		3 $PP CC jj gg BB vv$, Ambraweiss
		1 $PP CC jj gg bb vv$, Geschwefeltes Weiss
Cc (heterozygot marmoriert)	{	18 $PP Cc JJ gg BB vv$, Münzbronze/Havannabraun
		6 $PP Cc JJ gg bb vv$, Schamois/Rohseidengelb
		6 $PP Cc jj gg BB vv$, Ambraweiss/Veilchenartig Weiss
		2 $PP Cc jj gg bb vv$, Geschwefeltes Weiss/Reinweiss
cc (einfarbig)	{	9 $PP cc JJ gg BB vv$, Havannabraun
		3 $PP cc JJ gg bb vv$, Rohseidengelb
		3 $PP cc jj gg BB vv$, Veilchenartig Weiss
		1 $PP cc jj gg bb vv$, Reinweiss

In obigem Schema sind drei Testafarben, nämlich Ambraweiss, Ambraweiss/Veilchenartig Weiss und Veilchenartig Weiss, aufgenommen, deren Konstitution erst im folgenden bewiesen wird.

Die beiden Kreuzungen VI und XLVIII haben nun nicht obige klare,

TABELLE 23. F_2 der Kreuzung Nr. VI: L. 29, Geschwefeltes Weiss
 × L. 28, Reinweiss. Aufspaltung des Bastarden $Pp Cc Jj gg Bb vv$
Vir vir Mar mar, Münzbronze/Havannabraun marmoriert.

Farbenbezeichnung und Formel	Theoretische Spaltungszahlen (Kombinationszahl 1024)	Pro 1379 Individuen		Diff. D	m	D/m
		erwartet	gefunden			
Münzbronze $PP CC JJ gg BB vv$ <i>Vir Mar vir mar</i>	108	145,44	136	9,54	11,42	0,83
Münzbronze/Havan.-braun marm. $PP Cc JJ gg BB vv$ <i>Vir Mar vir mar</i>	216	290,88	292	1,12	15,36	0,07
Schamois $PP CC JJ gg bb vv$ <i>Vir Mar vir mar</i> Ambraweiss $PP CC jj gg BB vv$ <i>vir vir Mar mar</i>	45 (36 + 9)	60,60	61	0,40	7,61	0,05
Schamois/Rohseidengelb marm. $PP Cc JJ gg bb vv$ <i>Vir Mar vir mar</i> Ambraweiss/Veilchenartig Weiss marmoriert $PP Cc jj gg BB vv$ <i>vir vir Mar mar</i>	90 (72 + 18)	121,20	138	16,80	10,91	1,54
Mattmünzbronze $PP CC jj gg BB vv$ <i>Vir Vir Mar mar</i>	27	36,36	27	9,36	5,94	1,59
Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss marmoriert $PP Cc jj gg BB vv$ <i>Vir Vir Mar mar</i>	54	72,72	79	6,28	8,30	0,76
Havannabraun $PP cc JJ gg BB vv$ <i>Vir Mar vir mar</i>	108	145,44	129	16,44	11,42	1,44
Russgrün (ohne Hilumrand) $PP CC jj gg bb vv$ <i>Vir Vir Mar mar</i>	9	12,12	11	1,12	3,47	0,32
Russgrün/Reinweiss marm. (ohne Hilumrand) $PP Cc jj gg bb vv$ <i>Vir Vir Mar mar</i>	18	24,24	27	2,76	4,88	0,57
Geschwefeltes Weiss $PP CC jj gg bb vv$ <i>vir vir Mar mar</i>	3	4,04	6	1,96	2,01	0,97
Geschwefeltes Weiss/Reinweiss marmoriert $PP Cc jj gg bb vv$ <i>vir vir Mar mar</i>	6	8,08	10	1,92	2,83	0,68

Farbenbezeichnung und Formel	Theoretische Spaltungszahlen (Kombinationszahl 1024)	Pro 1379 Individuen		Diff. D	m	D/m
		erwartet	gefunden			
Rohseidengelb <i>PP cc JJ gg bb vv Vir Mar</i> <i>pp cc jj gg BB vv vir mar</i>	36	48,48	48	0,48	7,61	0,06
Veilchenartig Weiss ohne Bräme <i>PP cc jj gg BB vv Vir MarMar</i> <i>pp cc jj gg BB vv vir MarMar</i>	27	36,36	35	1,36	5,94	0,23
Veilchenartig Weiss mit Bräme <i>PP cc jj gg BB vv Vir marmar</i> <i>pp cc jj gg BB vv vir marmar</i>	9	12,12	15	2,88	3,47	0,83
Reinweiss <i>PP cc jj gg bb vv Vir Mar</i> <i>pp cc jj gg bb vv vir mar</i> (12) sowie <i>pp</i> mit sämtlichen Kombinationen der übrigen Faktoren (256)	268 (256 + 12)	360,90	365	4,10	16,31	0,25

trihybride Spaltung gezeigt sondern eine wesentlich kompliziertere. Die Spaltungsergebnisse in F_2 sind für Kreuzung VI in Tab. 23 (summarisch), für Kreuzung XLVIII in Tab. 24 wiedergegeben. Ohne ein eingehendes Studium der dritten Generation wäre es kaum möglich gewesen ein befriedigendes Schema für die Spaltung in F_2 aufzustellen. Aus den Tabellen geht hervor, dass hier eine Spaltung in 17 verschiedene Testafarben erfolgte, anstatt wie erwartet in 12. Eine besondere Schwierigkeit bildete hier auch die richtige Klassifikation der Testafarben. Wie aus dem Kapitel über die hier spaltenden Testafarben hervorgeht, bestehen zwischen den 3 Farben Münzbronze, Mattmünzbronze und Russgrün Übergänge in bezug auf die Farbe selbst. Russgrün unterscheidet sich sicher von den beiden anderen durch weissen Hilumrand, Mattmünzbronze von Münzbronze durch die stets mattere Testa und in der Regel auch etwas hellere Farbe. Schamois und Ambraweiss stehen einander gleichfalls sehr nahe. Ambraweiss ist besonders hell und zeigt mattere Testa.

Bei Beurteilung der F_2 von Kreuzung VI in den Jahren 1930 und 1931 wurde daher nur ein Teil dieser Samen als »etwas matte und helle Variation« von Schamois klassifiziert. Der Rest wurde als in der Variationsbreite von Schamois liegend betrachtet. Erst die eingehende Untersuchung von F_3 in den Jahren 1931 und 1932 hat hier Klarheit geschaffen. Und die 1932 untersuchte F_2 -Generation von Kreuzung XLVIII (Tab. 24) wurde schon von Beginn an in dieser Hinsicht exakt

klassifiziert. In Tab. 23, F_2 von Kreuzung VI, sind daher die Zahlen für die beiden Testafarben Schamois und Ambraweiss sowie Schamois/Rohseidengellb und Ambraweiss/Veilchenartig Weiss vereinigt angeführt.

Der Übersichtlichkeit halber und zum besseren Verständnis ist die Aufspaltung in F_2 der Kreuzung XLVIII auf S. 302 schematisch dargestellt. Die in Klammern und vor den Farbbezeichnungen mitgeteilten Zahlen entsprechen den tatsächlich erhaltenen, umgerechnet auf die Kombinationszahl 256. Wie aus diesem Schema ersichtlich ist, haben ausser den Genpaaren $C-c$, $J-j$ und $B-b$ noch zwei weitere, nämlich *Vir*—*vir* und *Mar*—*mar* an der Spaltung teilgenommen. Der phänotypische Effekt dieser beiden Genpaare ist jedoch von dem Vorhandensein anderer ganz bestimmter genotypischer Konstitutionen für die Testafarbe abhängig. Aus dem Schema auf S. 302 können wir ersehen, dass das Gen *Vir* (von *virescens*, Grün werdend) sich nur bei Anwesenheit von CC bzw. Cc und gleichzeitiger Abwesenheit von J manifestiert. An- bzw. Abwesenheit von B scheint hierauf keinen Einfluss zu haben. Die Genotypen mit J und mit cc haben demnach nicht — oder wenigstens nicht mit Sicherheit — in bezug auf *Vir*—*vir* klassifiziert werden können. Es kamen allerdings hellere und dunklere Töne vor, aber diese zeigten alle Übergänge sodass zwischen ihnen keine sicheren Grenzen zu finden waren. Und ähnliche Variationen werden übrigens jährlich — verursacht durch ungleiches Ausreifen — beobachtet. In allen solchen Fällen wurden im Schema beide Formen, die dominante und rezessive, übereinander *Vir*/*vir* geschrieben.

Die Wirkung des Gens *Vir* ist aus dem Schema leicht zu ersehen. Wir finden folgende Unterschiede für das Genpaar *Vir*—*vir*:

$PP\ CC\ virvir$ Geschwefeltes Weiss — $PP\ CC\ VirVir$ Russgrün

$PP\ Cc\ virvir$ Geschwefeltes Weiss/Reinweiss — $PP\ CC\ VirVir$ Russgrün/Reinweiss

$PP\ CC\ BB\ virvir$ Ambraweiss — $PP\ CC\ BB\ VirVir$ Mattmünzbronze

$PP\ Cc\ BB\ virvir$ Ambraweiss/Veilchenartig Weiss — $PP\ Cc\ BB\ VirVir$ Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss

In allen diesen vier Paar Fällen, wo eine Wirkung des Gens *Vir* konstatiert werden kann, wird die Farbe mit *virvir* durch Übergang in die dominante Form *VirVir* nach Grün abgeändert. Mattmünzbronze und Russgrün sind, wie früher erwähnt worden ist, zwei einander sehr nahestehende Farben. Russgrün und Russgrün/Reinweiss haben jedoch, gleichwie die entsprechenden Farben mit *virvir*, Geschwefeltes Weiss

TABELLE 24. F_2 der Kreuzung Nr. XLVIII: L. 29, Geschwefeltes Weiss \times L. 11
Münzbronze/Havanna.

Nr.	Münzbronze	Münzbronze/ Havanna- braun marm.	Schamoi	Schamoi/ Rohseiden- gelb marm.	Mattmünz- bronze	Mattmünz- bronze/Veil- chenartig Weiss	Ambrawei	Ambrawei/ veilchenartig Weiss	Havanna- braun
3721	2	13	4	8	4	1	2	2	7
3722	1	2	1	1	2	—	—	—	4
3723	—	6	1	1	—	2	—	—	6
3724	2	20	2	7	—	4	—	—	5
3725	—	6	—	1	1	2	—	2	4
3726	3	9	2	4	3	4	—	2	3
3727	5	10	1	2	4	4	—	—	1
3728	4	4	1	1	2	2	1	—	3
3729	5	7	2	6	2	1	1	—	3
3730	12	22	3	5	3	6	2	2	4
3731	12	25	2	2	3	4	1	1	12
3732	8	11	3	4	3	4	1	2	7
3733	11	20	1	3	1	3	—	3	11
3734	8	10	2	5	1	4	—	2	10
3735	4	14	1	2	—	4	—	2	5
3736	2	12	4	1	3	2	—	—	4
3737	4	9	—	5	—	3	1	—	5
3738	6	14	2	3	1	8	—	2	4
3739	7	5	—	2	—	3	—	1	4
3740	6	13	2	1	—	4	—	1	10
3741	3	19	2	8	—	4	—	2	8
3742	4	9	4	3	—	4	—	1	6
3743	6	11	1	—	—	2	2	1	2
3744	5	4	2	4	—	1	—	3	4
3745	13	13	3	5	2	6	2	—	9
3746	6	14	—	4	3	4	1	—	8
3747	7	22	—	5	2	4	—	1	5
3748	6	7	2	4	2	1	—	1	7
3749	12	16	1	6	1	7	—	2	5
3750	3	5	2	1	1	1	—	—	7
3751	6	7	2	5	—	4	—	—	6
3752	4	4	—	1	1	2	—	—	2
3753	2	8	2	3	2	2	—	—	9
3754	5	11	2	5	2	3	1	3	6
3755	5	10	2	4	1	1	—	11	4
Summen:	189	390	59	122	50	111	15	37	199
Erwartet:	195,20	390,40	65,06	130,14	48,80	97,50	16,26	32,53	195,20
D/m für 36									
: 72: 12: 24:									
9: 18: 3: 6:									
36: 3: 6: 1:									
2: 12: 9: 3:									
4	0,48	0,02	0,77	0,75	0,17	1,41	0,31	0,79	0,29

und Geschwefeltes Weiss/Reinweiss, reinweissen Hilumrand. In analoger Weise haben die übrigen vier der obengenannten Testafarben Bister Hilumring. Das Genpar *Vir—vir* hat auf Samen mit der Testa-

Havannabraun. Aufspaltung des Bastarden PP Cc Jj gg Bb vv Vir vir Mar mar, braun marmoriert.

Russgrün	Russgrün/ Reinweiss marmor.	Geschwefel- tes Weiss	Geschwefel- tes Weiss/ Reinweiss marmor.	Rohseiden- gelb	Veilchenartig Weiss ohne Bräme	Veilchenartig Weiss mit Bräme	Reinweiss	Summe
—	2	—	2	3	4	1	—	53
—	—	—	—	—	—	—	—	11
—	1	—	—	1	—	—	—	18
2	—	—	2	2	2	1	1	50
1	—	—	—	—	3	—	1	21
—	1	—	—	1	2	1	—	35
—	1	—	—	2	1	1	1	33
—	1	—	—	2	1	1	—	23
—	2	1	—	2	1	—	1	34
—	—	—	—	2	3	1	2	67
—	2	1	—	3	1	—	—	69
—	3	—	1	3	1	—	—	51
—	2	1	1	1	—	—	—	58
2	3	—	—	4	8	1	1	61
—	1	—	—	1	4	1	3	42
—	1	1	—	1	—	1	1	33
—	1	1	—	1	1	2	1	34
—	—	—	—	2	1	2	1	46
—	—	—	—	—	1	—	—	23
—	2	—	—	3	1	—	1	44
—	1	—	—	2	2	1	1	53
—	1	—	—	3	—	—	1	36
1	—	—	—	2	1	—	2	31
—	1	—	—	—	—	—	—	25
—	1	—	—	3	—	—	1	58
—	—	1	—	3	3	1	1	49
—	1	—	1	3	3	1	3	58
—	—	—	—	2	—	—	1	33
—	2	—	—	—	2	1	—	55
—	1	—	—	1	1	—	—	23
2	—	—	—	2	4	1	2	41
—	—	1	—	—	—	—	—	15
—	1	—	—	2	2	1	—	33
1	1	—	—	3	—	—	—	43
—	—	—	—	—	—	—	1	29
9 16,26	33 32,53	7 5,42	8 10,82	60 65,06	53 48,80	19 16,26	27 21,67	1388 —
1,81	0,08	0,68	0,86	0,64	0,61	0,08	1,15	—

farbe Reinweiss keinen Einfluss. Es ist demnach nicht mit den sechs Farbgenen gleichzustellen sondern seiner Wirkung entsprechend am besten als Farbenmodifikationsgen zu bezeichnen. Zwischen Samen

																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					</
--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	----

mit *Vir* in homo- bzw. heterozygoter Dosis hat kein Unterschied gefunden werden können.

Es fragt sich nun noch durch welche oder durch welchen Elter das Gen *Vir* in die beiden Kreuzungen VI und XLVIII eingeführt worden ist. Dies ist leicht zu entscheiden, da beide Kreuzungen L. 29 mit der Testafarbe Geschwefeltes Weiss als den einen Elter gehabt haben und diese Farbe durch *Vir* in Russgrün umgewandelt wird. Die beiden übrigen Elternlinien, L. 28 und L. 11, müssen demnach in ihren Genotypen *VirVir* haben.

In den beiden Kreuzungen VI und XLVIII trat ferner ein Samentypus auf, der von allen anderen dadurch abwich, dass er aussen um den Hilumrand ein breites dunkles diffus begrenztes Band, eine Bräme, zeigte. Diese trat deutlich nur auf der Testafarbe Veilchenartig Weiss auf (siehe Fig. 3, S. 259). Unter den übrigen in diesen Kreuzungen ausspaltenden Testafarben konnte ferner noch an Samen mit den Farben Münzbronze und Havannabraun bisweilen eine schwache Andeutung zu einer solchen Bräme beobachtet werden. Eine sichere Klassifikation erschien hier jedoch schwierig, da die Testafarbe der Farbe der Bräme, Verbleicht Olivengrün, sehr nahe steht. Für alle Samentypen ausser Veilchenartig Weiss wurden im Schema daher die dominante und rezessive Form übereinander, $\begin{smallmatrix} Mar \\ mar \end{smallmatrix}$, geschrieben. Welchen von den Elternlinien das Gen *Mar* bzw. *mar* zukommt, kann auf Grund der vorliegenden Resultate nicht entschieden werden.

Die Aufspaltung in F_2 hat dargetan, dass die Ausbildung der genannten Bräme durch ein rezessives Gen bedingt wird. Das in Rede stehende Genpaar will ich mit *Mar—mar* bezeichnen, abgeleitet von Margo = Rand.

Wie schon früher erwähnt worden ist, unterscheiden sich die Aufspaltungen in den beiden Kreuzungen VI und XLVIII nur im Genpaar *P—p*. Abgesehen von dieser Spaltung finden wir in beiden genannten Kreuzungen eine Spaltung nach dem Schema 1 CC : 2 Cc : 1 cc. Aus Tabelle 23 entnehmen wir diesbezüglich für Kreuzung VI:

Gefunden:	241 CC : 546 Cc : 239 cc
Erwartet:	253,5 » : 507,0 » : 253,5 »
D/m für 1 : 2 : 1:	1,12 2,12 1,26

Die entsprechenden Werte für Kreuzung XLVIII (Tab. 24) sind:

Gefunden:	329 CC : 701 Cc : 358 cc
Erwartet:	347,0 » : 694,0 » : 347,0 »
D/m für 1 : 2 : 1:	1,12 0,33 0,68

Beide Kreuzungen zeigen hinsichtlich Aufspaltung von *Cc* befriedigende Übereinstimmung zwischen den gefundenen und erwarteten Zahlen. In bezug auf die durch *Cc* bedingte Heterozygotmarmorierung der Testa finden wir hier die gleiche Erscheinung wie sie schon für die beiden Kreuzungen X und XVIII näher besprochen worden ist und sei hier auf diese verwiesen.

Bei der unten folgenden Besprechung der Spaltungsergebnisse in F_3 und F_4 werden — abgesehen von Havannabraun — nur solche Testafarben berücksichtigt, deren genotypische Konstitution bisher noch unbekannt gewesen ist. In bezug auf die übrigen Farben verweise ich auf meine früheren Arbeiten auf diesem Gebiete. Von der Testafarbe Ambraweiss wurden in F_3 keine Familien untersucht, da diese Farbe erst 1932 mit Sicherheit erkannt worden war. Dagegen wurden 6 Familien mit Ambraweiss/Veilchenartig Weiss untersucht. Diese waren 1931 als Schamois/Rohseidengelb »besonders hell und matt« klassifiziert worden. Siehe die frühere Diskussion hierüber. Sämtliche in F_3 und F_4 untersuchten Typen gehören zu Kreuzung VI. Von Kreuzung XLVIII wurde erst 1932 die zweite Generation untersucht.

Ambraweiss/Veilchenartig Weiss marmoriert. Sämtliche Genotypen mit dieser Testafarbe sollen zufolge der Heterozygotmarmorierung *Cc* enthalten. Das Gen *Vir* muss hier, da Ambraweiss durch dieses in Mattmünzbronze verwandelt wird, in doppelt rezessiver Dosis vorhanden sein. Wenn wir vom Genpaar *Mar—mar*, dessen Effekt nur auf Veilchenartig Weiss deutlich zutage tritt, absehen, ist hier mit folgenden Genotypen zu rechnen.

- | | |
|-----------------------------|-----------------------------|
| 1. <i>PP Cc jj gg BB vv</i> | 3. <i>Pp Cc jj gg BB vv</i> |
| 2. <i>PP Cc jj gg Bb vv</i> | 4. <i>Pp Cc jj gg Bb vv</i> |

Von diesen 4 Genotypen wurden 1 und 3 in F_3 bzw. F_4 in zusammen 6 Familien untersucht. Vier von diesen Familien zeigten überdies Spaltung in bezug auf *Mar—mar*. Das Zahlenmaterial ist in Tab. 25 wiedergegeben. Genotypus 1 spaltete, wie zu erwarten war, nach dem Verhältnis 1 *CC BB*, Ambraweiss : 2 *Cc BB*, Ambraweiss/Veilchenartig Weiss : 1 *cc BB*, Veilchenartig Weiss. Die genotypische Konstitution von Veilchenartig Weiss ist demnach zu schreiben: *PP cc jj gg BB vv*. Diese Testafarbe wird also durch das Farbgen *B* allein zusammen mit *P* verursacht. Da hier aber überdies noch eine Spaltung in *Mar—mar* hinzukommt, die sich nur an Samen mit Veilchenartig Weiss manifestiert, erhalten wir das recht ungewöhnliche Spaltungsverhältnis 4 : 8 : 3 : 1, d. h. die letztgenannte Farbe spaltet monohybrid in Samen

ohne und mit Bräme auf. Wie ersichtlich ist die Eigenschaft Bräme rezessiv bedingt. *Mar* verhindert demnach die Ausbildung einer Bräme.

Mattmünzbronze (einfarbig). Wie schon früher hervorgehoben worden ist, entsteht die Testafarbe Mattmünzbronze aus Ambraweiss durch die Wirkung des Modifikationsgens *Vir*. Da wegen der Einfarbigkeit der Testa hier mit Homozygotie in *C* zu rechnen ist, verbleibt die

TABELLE 25. *Spaltungen von Ambraweiss/Veilchenartig Weiss marmoriert in F₃ und F₄ von Kreuzung VI.*

Genotypus in F ₃ bzw. in F ₄	Familien- Nr.	Ambraweiss/ Veilchenar- tig Weiss marmoriert	Ambraweiss	Veilchenartig Weiss ohne Bräme	Veilchenartig Weiss mit Bräme	Reinweiss	Summe
<i>PP Cc jj gg BB vv</i> <i>vir vir Mar mar</i>	17073	10	5	4	1	—	20
	17176	9	4	4	2	—	19
Summen:	—	19	9	8	3	—	39
Erwartet:	—	19,50	9,75	7,31	2,44	—	—
D/m für 8:4:3:1...	—	0,16	0,28	0,29	0,37	—	—
<i>Pp Cc jj gg BB vv</i> <i>vir vir mar mar</i>	17079	7	6	—	4	3	20
	17122	5	3	—	3	3	14
Summen:	—	12	9	—	7	6	34
Erwartet:	—	12,75	6,375	—	6,375	8,50	—
D/m für 6:3:3:4...	—	0,26	1,15	—	0,27	0,99	—
<i>Pp Cc jj gg BB vv</i> <i>vir vir Mar mar</i>	17106	10	—	2	1	3	16
	17177	9	4	3	1	5	22
Summen:	—	19	4	5	2	8	38
Erwartet:	—	14,25	7,13	5,34	1,78	9,50	—
D/m für 24:12:9:3: :16	—	1,59	1,30	0,16	0,17	0,56	—

Möglichkeit von Heterozygotie in den drei Genpaaren *P—p*, *B—b* und *Vir—vir*. Es ergeben sich folgende acht Genotypen:

1. *PP CC jj gg BB vv VirVir*
2. *PP CC jj gg BB vv Virvir*
3. *PP CC jj gg Bb vv VirVir*
4. *PP CC jj gg Bb vv Virvir*
5. *Pp CC jj gg BB vv VirVir*
6. *Pp CC jj gg BB vv Virvir*
7. *Pp CC jj gg Bb vv VirVir*
8. *Pp CC jj gg Bb vv Virvir*

Vier spaltende Familien wurden in F₃ bzw. F₄ untersucht, von denen eine dem Genotypus 6, drei dem Genotypus 8 entsprechende Spaltung gezeigt haben. Siehe Tab. 26. Für Genotypus 6 haben wir folgendes Spaltungsverhältnis zu erwarten: 9 Mattmünzbronze : 3 Ambraweiss : 4 Reinweiss. Für Genotypus 8 das Verhältnis: 27 Mattmünzbronze : 9 Ambraweiss : 9 Russgrün : 3 Geschwefeltes Weiss : 16 Reinweiss. Wie

aus den Zahlen in Tab. 26 hervorgeht wurde zwischen diesen erwarteten und den gefundenen Verhältnissen zufriedenstellende Übereinstimmung festgestellt. Die Ergebnisse der Aufspaltung von Ambraweiss/Veilchenartig Weiss und Mattmünzbronze (Tab. 25 u. 26) legen auch die genotypische Konstitution von Ambraweiss, als *PP CC jj gg BB vv* entsprechend klar.

Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss marmoriert. Die genotypische Konstitution dieser Testfarbe unterscheidet sich von der vorigen

TABELLE 26. Spaltung von *Mattmünzbronze* in F_3 und F_4 der Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. in F_3	Familien- Nr.	Matt- münz- bronze	Ambra- weiss	Russ- grün	Geschwe- feltes Weiss	Rein- weiss	Summe
<i>Pp CC jj gg BB vv</i> <i>Vir vir Mar mar</i>	17155	7	3	—	—	5	15
Erwartet:.....	—	8,44	2,81	—	—	3,75	—
D/m für 9:3:4.....	—	0,29	0,13	—	—	0,75	—
<i>Pp CC jj gg Bb vv</i> <i>Vir vir Mar mar</i>	3615	11	6	1	2	3	23
	3632	10	4	2	—	5	21
	17107	4	5	2	1	3	15
Summen:.....	—	25	15	5	3	11	59
Erwartet:.....	—	24,88	8,30	8,30	2,77	14,75	—
D/m für 27:9:9:9: :3:16.....	—	0,03	2,51	1,01	0,14	1,12	—

nur darin, dass hier *C* in heterozygoter Dosis vorkommt. Hier sind demnach die gleichen 8 Genotypen wie oben, jedoch mit Heterozygotie in *C* anzunehmen. Von dieser Farbe wurden drei Familien in F_3 bzw. F_4 untersucht, die sämtliche dem Genotypus *Pp Cc jj gg BB vv VirVir* entsprechend spalteten. Die erhaltenen Spaltungszahlen sind in Tab. 27 zusammengestellt. Sie zeigen das erwartete Verhältnis 3 Mattmünzbronze : 6 Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss : 3 Veilchenartig Weiss : 4 Reinweiss.

Havannabraun (einfarbig). Der dieser Testfarbe entsprechende Genotypus ist schon früher mehrmals nachgewiesen worden. Er ist zu schreiben: *PP cc JJ gg BB vv*. Wie aus Tab. 28 ersichtlich ist, wurde die Aufspaltung dieser Farbe in F_3 bzw. F_4 in etwas grösserem Umfange studiert, nämlich in zusammen 23 Familien. Dies teils um sichere Ausspaltung von Genotypen nur mit dem Gen *B* zu erhalten, teils um einen eventuellen Effekt der Spaltung nach *Vir—vir* feststellen zu kön-

nen. Auf Grund der Spaltungsergebnisse in F_2 soll kein solcher Effekt vorhanden sein und die Resultate in F_3 bzw. F_4 haben dies gleichfalls bestätigt. Das Genpaar *Vir*—*vir* schaltet hier demnach als wirkungslos aus.

In bezug auf das Genpaar *Mar*—*mar* ist schon früher konstatiert worden, dass es nur auf den Genotypus *PP cc jj gg BB vv* deutliche Wirkung hat. Für sämtliche Genotypen mit *JJ*, die also den eben erwähnten Genotypus für Veilchenartig Weiss nicht ausspalten können,

TABELLE 27. Spaltung von Mattmünzbronze/Veilchenartig Weiss marmoriert in F_3 und F_4 der Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. F_3	Familien- Nr.	Mattmünz- bronze/ Veilchen- artig Weiss marm.	Matt- münz- bronze	Veilchen- artig Weiss	Rein- weiss	Summe
<i>Pp Cc jj gg BB vv</i>	3616	4	5	4	4	17
<i>Vir Vir Mar</i>	17117	3	3	1	9	16
<i>mar</i>	17178	11	2	3	2	18
Summen:	—	18	10	8	15	51
Erwartet:	—	19,13	9,56	9,56	12,75	—
D/m für 6:3:3:4...	—	0,33	0,16	0,56	0,72	—

kann das Genpaar *Mar*—*mar* vernachlässigt werden. Wir haben dann mit folgenden 16 Genotypen zu rechnen:

- | | |
|------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>PP cc JJ gg BB vv</i> | 9. <i>Pp cc JJ gg BB vv</i> |
| 2. <i>PP cc JJ gg Bb vv</i> | 10. <i>Pp cc JJ gg Bb vv</i> |
| 3. <i>PP cc Jj gg BB vv MarMar</i> | 11. <i>Pp cc Jj gg BB vv MarMar</i> |
| 4. <i>PP cc Jj gg BB vv Marmar</i> | 12. <i>Pp cc Jj gg BB vv Marmar</i> |
| 5. <i>PP cc Jj gg BB vv marmar</i> | 13. <i>Pp cc Jj gg BB vv marmar</i> |
| 6. <i>PP cc Jj gg Bb vv Marmar</i> | 14. <i>Pp cc Jj gg Bb vv MarMar</i> |
| 7. <i>PP cc Jj gg Bb vv Marmar</i> | 15. <i>Pp cc Jj gg Bb vv Marmar</i> |
| 8. <i>PP cc Jj gg Bb vv marmar</i> | 16. <i>Pp cc Jj gg Bb vv marmar</i> |

Von diesen 16 Genotypen wurden laut Tab. 28 sieben spaltende in F_3 bzw. F_4 untersucht, nämlich 2, 3, 5, 9, 10, 12 und 14. In sämtlichen diesen Fällen erfolgte die Spaltung in Übereinstimmung mit den theoretisch erwarteten Verhältnissen, was als eine ausgezeichnete Bestätigung der angenommenen Genotypen zu betrachten ist. Die Werte für D/m für die gefundenen Spaltungszahlen sind durchweg signifikativ.

Russgrün (einfarbig). Laut dem Spaltungsschema für F_2 von Kreuzung XLVIII soll diese Testafarbe durch den Genotypus *PP CC jj gg bb vv VirVir* bedingt werden. Da auf Grund der Einfarbigkeit Hetero-

TABELLE 28. Spaltungen von Havannabraun in F_3 und F_4 der Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. in F_3	Familien-Nr.	Havanna- braun	Rohseiden- gelb	Veilchenartig Weiss ohne Bräme	Veilchenartig Weiss mit Bräme	Reinweiss	Summe
<i>PP cc JJ gg Bb vv</i>	3608	9	2	—	—	—	11
<i>Vir Mar</i>	3629	15	2	—	—	—	17
<i>vir mar</i>	12633	14	4	—	—	—	18
	12656	4	2	—	—	—	6
	17152	15	3	—	—	—	18
	17163	18	4	—	—	—	22
	17164	14	4	—	—	—	18
	17169	19	8	—	—	—	27
Summen:	—	108	29	—	—	—	137
Erwartet:	—	102,75	34,25	—	—	—	—
D/m für 3:1	—	1,03	—	—	—	—	—
<i>PP cc Jj gg BB vv</i>	3614	16	—	3	—	—	19
<i>Vir Mar</i>	12665	8	—	2	—	—	10
<i>vir mar</i>	17166	12	—	3	—	—	15
	17167	10	—	3	—	—	13
Summen:	—	46	—	11	—	—	57
Erwartet:	—	42,75	—	14,25	—	—	—
D/m für 3:1	—	0,99	—	—	—	—	—
<i>PP cc Jj gg BB vv</i>	12649	13	—	—	3	—	16
<i>Vir mar mar</i>	17074	16	—	—	5	—	21
Summen:	—	29	—	—	8	—	37
Erwartet:	—	27,75	—	—	9,25	—	—
D/m für 3:1	—	0,47	—	—	—	—	—
<i>Pp cc JJ gg BB vv</i>	17141	4	—	—	—	2	6
<i>Vir Mar</i>	17168	11	—	—	—	3	14
<i>vir mar</i>							
Summen:	—	15	—	—	—	5	20
Erwartet:	—	15,00	—	—	—	5,00	—
D/m für 3:1	—	0,00	—	—	—	—	—
<i>Pp cc JJ gg Bb vv</i>	3612	9	3	—	—	1	13
<i>Vir Mar</i>	17161	3	1	—	—	1	5
<i>vir mar</i>							
Summen:	—	12	4	—	—	2	18
Erwartet:	—	10,125	3,375	—	—	4,50	—
D/m für 9:3:4	—	0,89	0,38	—	—	1,36	—
<i>Pp cc Jj gg BB vv</i>	17075	17	—	2	3	7	29
<i>Vir Mar mar</i>	17097	17	—	4	2	6	29
<i>vir mar</i>							
Summen:	—	34	—	6	5	13	58
Erwartet:	—	32,62	—	8,16	2,72	14,50	—
D/m für 36:9:3:16 ...	—	0,37	—	0,82	1,42	0,46	—
<i>Pp cc Jj gg Bb vv</i>	12629	5	2	4	1	3	15
<i>Vir Mar mar</i>	17078	12	7	2	3	4	28
<i>vir mar</i>	17086	10	6	3	2	7	28
Summen:	—	27	15	9	6	14	71
Erwartet:	—	29,04	9,98	7,50	2,50	21,08	—
D/m für 108:36:27:9:							

zygotie in *C* ausgeschlossen erscheint, soll nur in den beiden Genen *P* und *Vir* Heterozygotie vorkommen können, was zu vier verschiedenen Genotypen führt. Diese sind:

1. *PP CC jj gg bb vv VirVir*
2. *PP CC jj gg bb vv Virvir*
3. *Pp CC jj gg bb vv VirVir*
4. *Pp CC jj gg bb vv Virvir*

Sämtliche vier Genotypen wurden in F_3 bzw. F_4 untersucht. Die mit den spaltenden Familien (5 waren konstant) erhaltenen Resultate sind in Tab. 29 zusammengestellt.

TABELLE 29. Spaltungen von Russgrün in F_3 und F_4 von Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. F_3	Familien- Nr.	Russgrün	Geschwe- feltes Weiss	Reinweiss	Summe
<i>PP CC jj gg bb vv</i>	3627	7	1	—	8
<i>Vir vir Mar</i>	17146	7	3	—	10
<i>mar</i>	17174	14	3	—	17
Summen:	—	28	7	—	35
Erwartet:	—	26,25	8,75	—	—
D/m für 3:1	—	0,68	—	—	—
<i>Pp CC jj gg bb vv</i>	17131	2	—	1	3
<i>Vir Vir Mar</i>	17172	11	—	2	13
<i>mar</i>	17175	22	—	6	28
Summen:	—	35	—	9	44
Erwartet:	—	33,00	—	11,00	—
D/m für 3:1	—	0,70	—	—	—
<i>Pp CC jj gg bb vv</i>	17171	17	5	4	26
<i>Vir vir Mar</i>	17173	13	6	7	26
<i>mar</i>					
Summen:	—	30	11	11	52
Erwartet:	—	29,25	9,75	13,00	—
D/m für 9:3:4	—	0,21	0,44	0,64	—

Genotypus 2, der nur in *Vir* heterozygot ist, spaltet nach dem Verhältnis 3 Russgrün : 1 Geschwefeltes Weiss. Damit ist bewiesen, dass das Gen *Vir* die Veränderung von Geschwefeltes Weiss in Russgrün bedingt. Da diese beiden Farben weissen Hilumrand haben, ist auch höchst wahrscheinlich dass Gen *Vir* ohne Einfluss auf diesen.

Genotypus 3 ist nur im Grundgen *P* heterozygot. In Übereinstimmung hiermit finden wir eine Spaltung im Verhältnis 3 Russgrün : 1 Reinweiss. Und Genotypus 4 schliesslich ist mit Hinsicht auf sowohl *P* wie *Vir* heterozygot, was zu folgender Spaltung führt: 9 Russgrün : 3 Geschwefeltes Weiss : 4 Reinweiss. Damit erscheint auch die genotypi-

sche Konstitution von Russgrün, als *PP CC jj gg bb vv VirVir* entsprechend, festgestellt.

Russgrün/Reinweiss marmoriert. Diese Testfarbe soll abgesehen von Heterozygotie in *C* mit der vorigen übereinstimmen, und die vier daher möglichen Genotypen sind gleich wie oben für Russgrün nur mit *Cc* anstatt *CC* zu schreiben. In F_3 bzw. F_4 wurden vier Familien untersucht, die alle dem Genotypus *PP Cc jj gg bb vv VirVir* entsprechend spalteten (siehe Tab. 30). Die in diesen Familien erhaltenen Zahlen sind leider zu klein um als signifikativ betrachtet werden zu können. Sie entsprechen aber, wie die Werte für *D/m* zeigen, in ihrer Gänze gut dem erwarteten Verhältnis 1 *CC* : 2 *Cc* : 1 *cc*.

TABELLE 30. Spaltungen von *Russgrün/Reinweiss* marmoriert in F_3 und F_4 von Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. in F_3	Familien- Nr.	Russgrün/ Reinweiss marmoriert	Russgrün	Reinweiss	Summe
<i>PP Cc jj gg bb vv</i>	3601	5	1	2	8
<i>Vir Vir Mar</i>	17109	2	2	1	5
<i>mar</i>	17123	5	1	3	9
	17133	10	3	2	15
Summen:	—	22	8	7	37
Erwartet:	—	18,50	9,25	9,25	—
<i>D/m</i> für 2:1:1	—	1,15	0,47	0,85	—

Veilchenartig Weiss (einfarbig). Der dieser Testfarbe zugrunde liegende Genotypus hat sich schon aus der Ausspaltung aus Havanna-braun (*PP cc JJ gg BB vv*) ergeben. Er ist zweifellos *PP cc jj gg BB vv* zu schreiben und soll in Übereinstimmung hiermit — bei Heterozygotie in *P* bzw. *B* — nur rein weisse Samen ausspalten können. Dies hat in den in F_3 bzw. F_4 untersuchten 18 spaltenden Familien auch durchweg bestätigt werden können. Die Spaltungszahlen sind in den beiden Tabellen 31 und 32 zusammengestellt. Hier können, je nachdem ob in beiden Genen *P* und *B* oder nur in einem von diesen Heterozygotie vorhanden ist, zwei verschiedene Spaltungsverhältnisse gefunden werden, nämlich teils 9 *Veilchenartig Weiss* : 7 *Reinweiss*, teils 3 *Veilchenartig Weiss* : 1 *Reinweiss*. Die in Tab. 32 mitgeteilten Zahlen sprechen dafür, dass diese beiden Verhältnisse auch realisiert worden sind. Für einen exakten Beweis ist die Individuenanzahl jedoch zu gering, den auch bei Berechnung von *D/m* für das alternative Verhältnis übersteigt dieser Wert nicht die Zahl 3.

TABELLE 31. Spaltungen von Veilchenartig Weiss ohne Bräme in F_3 und F_4 von Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. F_3	Familien- Nr.	Veilchenartig Weiss ohne Bräme	Veilchenartig Weiss mit Bräme	Reinweiss	Summe
<i>PP cc jj gg BB vv</i>	3606	6	5	—	11
<i>Vir Mar mar</i>	3609	11	2	—	13
Summen:	—	17	7	—	24
Erwartet:	—	18,00	6,00	—	—
D/m für 3:1	—	0,47	—	—	—
<i>Pp cc jj gg BB vv</i>	17082	17	—	3	20
<i>Vir Mar Mar</i>	17125	5	—	2	7
<i>vir Mar Mar</i>	17162	4	—	2	6
Summen:	—	26	—	7	33
Erwartet:	—	24,75	—	8,25	—
D/m für 3:1	—	0,50	—	—	—
<i>Pp cc jj gg BB vv</i>	3605	12	3	3	18
<i>Vir Mar mar</i>	3618	4	6	5	15
<i>vir Mar mar</i>	12636	7	3	5	15
	12653	3	3	2	8
	17105	8	1	3	12
	17115	5	2	8	15
	17116	5	2	2	9
Summen:	—	44	20	28	92
Erwartet:	—	51,75	17,25	23,00	—
D/m für 9:3:4	—	1,63	0,73	1,20	—

TABELLE 32. Spaltungen von Veilchenartig Weiss mit Bräme in F_3 und F_4 der Kreuzung VI.

Genotypus in F_2 bzw. in F_3	Familien- Nr.	Veilchenartig mit Bräme	Reinweiss	Summe
<i>PP cc jj gg Bb vv</i>	12638	20	6	26
<i>Vir mar mar</i>	12639	14	4	18
Summen:	—	34	10	44
Erwartet:	—	33,00	11,00	—
D/m für 3:1	—	0,35	—	—
<i>Pp cc jj gg Bb vv</i>	3603	6	4	10
<i>Vir mar mar</i>	3611	5	4	9
<i>vir mar mar</i>	3628	5	4	9
	17136	12	9	21
Summen:	—	28	21	49
Erwartet:	—	27,56	21,44	—
D/m für 9:7	—	0,13	—	—

Bei der Testafarbe Veilchenartig Weiss macht sich die Wirkung des Genpaares *Mar—mar* geltend. Samen mit *mar* haben eine deutlich ausgebildete Bräme in der Farbe Verbleicht Olivengrün, Samen mit *Mar* sind ohne solche. Die Nachkommen nach Samen ohne Bräme sollen demnach solche mit Bräme ausspalten können, was durch die Resultate in Tab. 31 bestätigt wird. Nachkommen nach Samen mit Bräme sollen dagegen keine Samen mit Veilchenartig Weiss ohne Bräme ausspalten können, wofür die Ergebnisse in Tab. 32 sprechen.

Unter den oben vorgelegten Resultaten von vier Kreuzungen finden wir eine für alle diese gemeinsame Erscheinung, nämlich das Auftreten von marmorierten Samen im Zusammenhang mit Heterozygotie von *C*. In vorliegender Arbeit sind zehn solche verschiedene marmorierte Testafarben mit vielen Tausenden von Individuen untersucht worden. In allen diesen Fällen hat sich gezeigt, dass die Nachkommen der marmoriertsamigen Individuen (mit *Cc*) nach dem Verhältnisse 1 einfarbig (*CC*) : 2 marmoriert (*Cc*) : 1 einfarbig (*cc*) spalteten. Auf den heterozygotmarmorierten Samen entsprach die Farbe der dunkleren Flecken immer dem Genotypus mit *CC*, die des helleren Grundes dem im übrigen gleichen Typus mit *cc*. Der Zusammenhang zwischen dieser Art von Marmorierung und der Heterozygotie von *C* dürfte damit ausser jeden Zweifel gestellt sein. KOOIMAN (1920) scheint als erster beobachtet zu haben, dass ein von ihm mit *B* bezeichnetes Gen (höchst wahrscheinlich identisch mit *C*) in heterozygoter Dosis Marmorierung der Testa verursacht.

Ausser obiger Heterozygotmarmorierung, deren Grundlagen nunmehr als klargelegt betrachtet werden können, gibt es bei *Phaseolus vulgaris* eine konstante Marmorierung. Die Nachkommen derart marmorierter Samen sind konstant marmoriert, und bei Kreuzung mit (wenigstens gewissen) einfarbigen Typen erfolgt Spaltung nach dem Verhältnis 3 marmoriert : 1 einfarbig.

Zur Erklärung der Spaltungsverhältnisse marmorierter (konstant und heterozygotmarmorierter) Samen hat EMERSON (1909), beeinflusst von SPILLMAN, eine eigenartige Theorie veröffentlicht. Laut dieser soll jede Marmorierung nur bei Anwesenheit von zwei Genen *Y* und *Z* auftreten. Ferner sollen diese beiden Gene *Y* und *Z* vollständig gekoppelt sein. Konstant marmorierte Samen wären dann *YY ZZ*, einfarbige *YY zz*, *yy ZZ* oder *yy zz*. Es ist leicht einzusehen, dass diese Theorie sowohl mit der Spaltung heterozygotmarmorierter wie mit der Spaltung

nach Kreuzung von konstant marmorierten mit einfarbigen Typen im Einklang steht. Nach Kreuzung der beiden einfarbigen Typen $YY\,zz \times yy\,ZZ$ erhält man $Yy\,Zz$, also marmoriert. Die Nachkommen der letzteren spalten infolge vollkommener Koppelung $1\,YY\,zz : 2\,Yy\,Zz : 1\,yy\,ZZ$, also genau wie beobachtet. Wird $YY\,zz$ mit $YY\,zz$ oder mit $yy\,zz$, bzw. $yy\,ZZ$ mit $yy\,ZZ$ oder mit $yy\,zz$ gekreuzt, werden stets nur Kombinationen mit entweder allein YY oder ZZ , demnach einfarbige Typen erhalten, was gleichfalls oft zu konstatieren ist. Schliesslich ist laut dieser Theorie nach Kreuzung von $YY\,ZZ$ (konstant marmoriert) mit jedem der drei Genotypen $YY\,zz$, $yy\,ZZ$ und $xx\,zz$ Spaltung im Verhältnis 3 Marmoriert : 1 Einfarbig zu erwarten, was tatsächlich zutrifft.

Diese Theorie lässt sich auch mit meinem hier vorgelegten Tatsachenmaterial in Einklang bringen, nur müsste dann die sehr wenig wahrscheinliche Annahme gemacht werden, dass YY stets mit CC parallel geht und ZZ mit cc oder umgekehrt. Dann erscheint diese Theorie aber überflüssig und unnötig kompliziert. Einen exakten Gegenbeweis kann ich indessen gegenwärtig nicht erbringen. Den Ausschlag werden hier bereits im Gange befindliche Kreuzungen geben, in denen das Verhältnis von Heterozygotmarmorierung zu Konstantmarmorierung studiert wird. Nach Kreuzung von $MM\,CC$ (M = Gen für Konstantmarmorierung) mit $mm\,cc$ erhalten wir $Mm\,Cc$. In F_2 soll hier folgende Spaltung stattfinden: $1\,MM\,CC : 2\,MM\,Cc : 1\,MM\,cc : 2\,Mm\,CC : 4\,Mm\,Cc : 2\,Mm\,cc : 1\,mm\,CC : 2\,mm\,Cc : 1\,mm\,cc$. Da alle Genotypen mit M und mit Cc marmoriert sind, soll hier das Verhältnis 14 Marmoriert : 2 Einfarbig resultieren, laut der EMERSON—SPILLMANSchen Theorie dagegen das Verhältnis 3 Marmoriert : 1 Einfarbig.

SUMMARY.

In the present work the author records the results of 4 crosses, comprising altogether about 20,000 individuals of F_2 and F_3 , carried out in order to ascertain the inheritance of seed coat colour in *Phaseolus vulgaris*. Below will be given a short summary of the results obtained, which form an adjunct to those already published by the author.

1. The formation of seed colour in *Ph. vulgaris* is principally due to a fundamental gene P . Seeds with p have always white seed coats, whatever genotypical constitution they may have otherwise. Seeds with P have white seed coats only if all the other colour genes are present in double recessive dose.

2. The production of seed coat colour is due, in addition to P , also to six colour genes, C , J , G , B , V and R . In recessive form these

genes have no influence on the seed coat colour. In dominant form each one of them, in combination with *P*, causes a definite light colour.

3. Each of the three genes, *J*, *G* and *B*, — in conjunction with *P* — produces, besides a certain seed coat colour, a yellowish brown (bistre) colour of the hilum margin. The other three genes, *C*, *V* and *R*, on the other hand, each gives rise to a definite seed coat colour, the hilum margin in this case however remaining white.

4. Gene *R*, which in combination with *P* produces a light roseate seed coat colour, has not been studied in the present work.

5. Different combinations of the six genes mentioned above also give rise to different seed coat colour, with but very few exceptions. The only exception to this rule known so far consists of the two genotypes *PP CC JJ GG BB VV rr* and *PP CC JJ gg BB VV rr*, both of which cause a purely black seed coat colour.

6. With regard to the formation of colour and of the white hilum margin by various combinations of the six genes it has been possible so far to ascertain that different combinations of *C*, *V* and *R* give a white hilum margin. Every combination, of which one of the other three genes, *J*, *G* and *B*, forms a part, gives a coloured (yellowish brown—black) hilum margin.

7. Running parallel with the coloration of the hilum margin is the colouring of the caruncula, which, as a rule, shows a somewhat darker brown colour than the hilum margin.

8. In all the combinations investigated so far the four genes *J*, *G*, *B* and *V* show an apparently complete dominance. Thus, no difference in seed colour could be ascertained between homozygous and heterozygous individuals for these genes.

9. Gene *C* however behaves quite differently in the respect last-mentioned. Whilst every combination of the four genes *J*, *G*, *B* and *V* in both homozygous and heterozygous form corresponds to one and the same established seed coat colour, this is true of gene *C* only in homozygosity. In heterozygosity in *C* the seed coat has so far invariably turned out marble. Such seeds never yield constant marble progenies, the latter always segregating according to the relation: 1 one-coloured (*CC*) : 2 marble (*Cc*) : 1 one-coloured (*cc*).

10. The general rule with respect to the seed coat colour of the heterozygous marble seeds mentioned in paragraph 9 is that the spots with the darker colour correspond to a fixed genotype with *CC*, the lighter ground corresponding to an otherwise identical genotype, but with *cc*.

11. To interpret the segregation $1 CC : 2 Cc : 1 cc$, EMERSON, as suggested by SPILLMAN, has assumed two positively coupled genes, *Y* and *Z*. Only types with both *Y* and *Z* would be marble. The above-mentioned segregation should therefore be written: $1 YY zz : 2 YyZz : 1 yy ZZ$. No re-combination should thus take place between *Y* and *Z*. In view of the facts adduced here this theory seems to be superfluous and unnecessarily complicated.

12. In all the combinations examined of the six colour genes with homozygosity in *C* and *R*, and *c* and *r*, only one instance has so far been met with, in which a certain heterozygous combination does not show the same colour as the corresponding dominant homozygous combination. This refers to the genotype $PP CC JJ gg Bb Vv rr$, which, as a rule, produces a dark chrome green, while the corresponding homozygous type, $PP CC JJ gg BB VV rr$, gives rise to a black seed coat colour.

13. The seed coat colour is influenced, in addition to the above-named six genes, also by the two genes *Vir* (from *virescens*) and *Och* (from *ochraceus*). In the present work only the effect of the gene-pair *Vir—vir* has been studied in two crosses. *Vir* has an effect on the seed coat colour only if *C* or *C* and *B* are present along with *P*, but at the same time *J* is missing. In all the cases where *Vir* can be effective the seed coat colour is changed to greenish shades, for instance, bistre green. Compare the results in Table 24 (p. 300). As far as is known at present *Och* has an effect on the same genotype, but the seed coat colour is changed by this gene to ochre yellow tints.

14. In two of the crosses examined a division has been found in one gene-pair, *Mar—mar* (from *margo*), which in certain other genotypical constitutions causes in recessive form the formation of a broad coloured margin outside the hilum margin. The colour of this margin is old olive green. This effect of *mar* strongly asserts itself in the genotype $PP cc jj gg BB vv rr marmar$. Among other genotypes examined here one effect — although slight and uncertain owing to its close agreement with the seed coat colour — could be ascertained in the genotypes $PP cc JJ gg BB vv rr marmar$ and $PP CC JJ gg BB vv rr marmar$.

15. To make it possible for other investigators to utilize and build on the results already established with regard to the transmission of seed coat colour it is absolutely necessary that the colours and their variations are carefully defined in accordance with the best available works in this field. The following have therefore been used in the author's works: 1) Répertoire de Couleurs publié par la Société française des Chrysanthémistes et RENÉ OBERTHUR. 2) R. RIDGWAY, Color Stan-

dards and Nomenclature. 3) KLINCKSIECK et VALETTE, Code des Couleurs, and 4) Farbentafeln nach OSTWALD.

16. With regard to the variation of the different seed coat colour in cultivation under different environmental conditions and their change on storage the reader is referred to the text in this work. The colour designations correspond to the typical shades and are taken partly from Répertoire de Couleurs (German names) and partly from RIDGWAY's work (English names).

ZITIERTE LITERATUR.

1. EMERSON, R. A. 1909. Inheritance of color in the seeds of the common bean. — 22. Ann. Rept. Nebr. Agr. Exp. Stat., 67—101.
2. KOOIMAN, H. N. 1920. Over de erfelykheid van de kleur der zaadhuid van *Phaseolus vulgaris*. — Utrecht.
3. KRISTOFFERSON, K. B. 1924. Colour inheritance in the seed coat of *Phaseolus vulgaris*. — Hereditas, V, 33—43.
4. LAMPRECHT, H. 1932 a. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. Zur Vererbung der Testafarbe. — Hereditas, XVI, 169—211.
5. — 1932 b. Beiträge zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, II. Über Vererbung von Hülsenfarbe und Hülsenform. — Hereditas, XVI, 295—340.
6. — 1932 c. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, III. Zweiter Beitrag zur Vererbung der Testafarbe. — Hereditas, XVII, 1—20.
7. — 1932 d. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, IV. Studien über Genenkoppelung, mit einem Fall von erblich bedingtem wechselndem Crossoverprozent. — Hereditas, XVII, 21—53.
8. — 1932 e. Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*, V. Spaltungsergebnisse nach Kreuzung einer weissamigen mit gefärbtsamigen Bohnenlinien. — Hereditas, XVII, 54—66.
9. RIDGWAY, R. 1912. Color Standards and Color Nomenclature. — Washington.
10. SHAW, J. K. and NORTON, J. B. 1918. The inheritance of seed coat colours in garden beans. — Mass. Agr. Exp. Stat. Bull., 185, 59—104.
11. TJEJBES, K. 1923. Ganzfarbige Samen bei gefleckten Bohnenrassen. — Ber. d. D. Bot. Ges. XLI, 217—224.
12. TSCHERMAK, E. 1912. Bastardierungsversuche an Levkojen, Erbsen und Bohnen mit Rücksicht auf die Faktorenlehre. — Z. f. ind. Abst.- u. Vererb.-lehre, VII, 81—234.

SOME GENETIC DATA INVOLVING THE FOURTH CHROMOSOME OF *DROSOPHILA* *MELANOGASTER*

BY OTTO L. MOHR

ANATOMICAL INSTITUTE, THE UNIVERSITY, OSLO

INTRODUCTORY SUMMARY.

DUE to the small size of the tiny, round so-called IVth chromosome of *Drosophila melanogaster* the number of mutant genes belonging to the fourth linkage group is as yet comparatively limited. In the present paper is described a new IV-chromosome mutant which in view of its perfect separability and good viability may represent a valuable help in working with problems involving this chromosome.

In the course of the analysis of this mutant, denoted as naked, some evidence on two other IV-chromosome mutants, Minute IV and cubitus interruptus, was also obtained, evidence which indicates that Minute IV is a deficiency covering the cubitus interruptus locus. Some exceptional individuals occurring in a cross involving the latter mutants are of general interest for our conception of the cause of the exaggeration phenomenon and of the dominant changes produced by deficiencies. The latter point is briefly discussed.

ORIGIN AND DESCRIPTION OF NAKED.

Octbr. 13, 1931 in making up a III-chromosome stock in which females homozygous for roughoid and heterozygous for divergent and hairy ($\frac{ru}{ru\ dv\ h}$) were back-crossed to roughoid divergent hairy males it was noticed that some of the roughoid males and females exhibited a very striking bristle character not previously encountered in the stock. The bristles all over the fly were either entirely lacking or only represented by very short, suddenly tapered stumps giving the individual a very peculiar »un-shaven» or stubbly appearance. The character was called *naked* (*na*).

When naked females were mated to males heterozygous for the dominant genes Lobe² (II chromosome) or Hairless (III chromosome) all the F_1 sons and daughters had normal bristles, thus indicating that

we were dealing with a recessive and autosomal gene. When F_1 Lobe² or Hairless males were as a next step back-crossed to naked females, naked showed independent assortment with both these dominant genes, a fact which demonstrates that naked can neither be located in the second, nor in the third chromosome. *Per exclusionem* it was accordingly concluded that naked must be a new member of the small

group of linked genes which are located in the tiny, round fourth chromosome.

This was confirmed by the following test. Naked males were crossed to females homozygous for the IV-chromosome recessive eyeless and an F_2 generation was raised (C. 4311—12). This test gave 309 wild-type, 125 eyeless, 113 naked and no eyeless naked individuals, thus proving that naked is located in the fourth chromosome.

The naked flies are of good viability and productivity and they are very easy to separate. Not only the large, but also

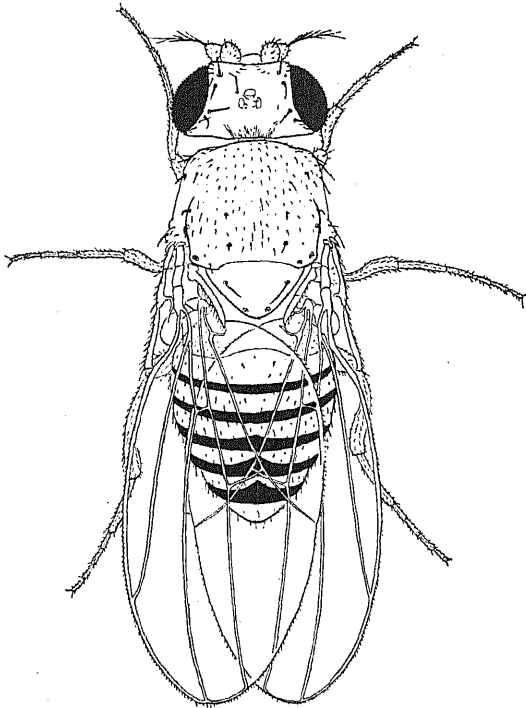


Fig. 1. Naked female.

the small bristles (*e. g.*, the bristles on the head or along the posterior margin of the abdominal tergites) are absent or shortened to a marked extent. When a bristle is absent its place is frequently indicated by the corresponding small basal ring. Also the hairs are affected in a similar way. Thus, both the acrosticals and the hairs on the ventral plates of the abdominal segments are generally reduced in number. There is no tendency to duplications or other disarrangements of the bristles. A modal naked female is presented in fig. 1.

When the culture grows older the naked character may sometimes be less pronounced, so that quite a few of the large bristles are more or less normal in length and shape. But enough affected bristles are

always found to render the classification fully reliable. I have not had an opportunity of testing whether naked is allelomorphic to the IV-chromosome recessive shaven discovered by BRIDGES (MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT, 1925). But Dr. STURTEVANT informs me that some, as yet not quite conclusive, evidence obtained by him seems to indicate that this may be the case. Naked has the advantage of not interfering with any other IV-chromosome mutants.

TESTS INVOLVING MINUTE IV AND CUBITUS INTERRUPTUS.

The naked mutant was later tested in combination with the dominant Minute IV (MORGAN, STURTEVANT, BRIDGES, 1926). This mutant was found by BRIDGES, who also discovered (Ibid., 1928) that Minute IV acts as a deficiency for the IV-chromosome recessive rotated abdomen found by BELIAJEFF (1931). When the present author tested Minute IV males by females homozygous for the IV-chromosome recessive cubitus interruptus (TERENTIEV, 1931) the following offspring were obtained: Wild-type 72, Minute IV-cubitus interruptus 50, cubitus interruptus 2 (C. 5694).

The haploid manifestation of cubitus interruptus in the Minute IV flies proves that the Minute IV chromosome is deficient for the cubitus interruptus locus also. The compound Minute IV-cubitus interruptus flies obtained showed typical exaggeration of the cubitus interruptus character. The vein alteration was much more pronounced than in ordinary cubitus interruptus flies, and there was in addition a tendency to scallops along the posterior wing margin.

Since rotated abdomen and cubitus interruptus are non-allelomorphic the above test proves conclusively that Minute IV is a section deficiency covering both the rotated abdomen and the cubitus interruptus loci. According to later information the same test has independently been carried out by Dr. STURTEVANT with the same result.

In order to test whether the naked locus is also included within the section that is deficient in Minute IV flies two naked females were mated by Minute IV males (C. 5698). The offspring comprised wild-type and Minute IV flies only, a fact which demonstrates that the naked gene must have its locus outside the cubitus interruptus — rotated abdomen section of the IVth chromosome. Thus, taken together the above evidence is of interest for our knowledge of the IV-chromosome »map».

NOTES ON THE CAUSE OF THE DOMINANT CHANGES PRODUCED BY DEFICIENCIES.

In the above cubitus interruptus \times Minute IV test 2 exceptional females occurred which had modal (non-exaggerated) cubitus interruptus venation and normal non-Minute bristles. These flies were interpreted as non-disjunctional triplo-IV flies which had received two IVth chromosomes with the cubitus interruptus gene from their mother and one IVth chromosome carrying the deficiency from the father.

It is known (MORGAN, STURTEVANT, BRIDGES, 1926) that one dose of the dominant Minute IV fails to produce the Minute character complex in triplo-IV ($M_{IV}/+/+$) flies. On the view advanced by the author (MOHR, 1933, in press) the dominant changes encountered in deficiencies are due to the fact that of the normal allelomorphs present

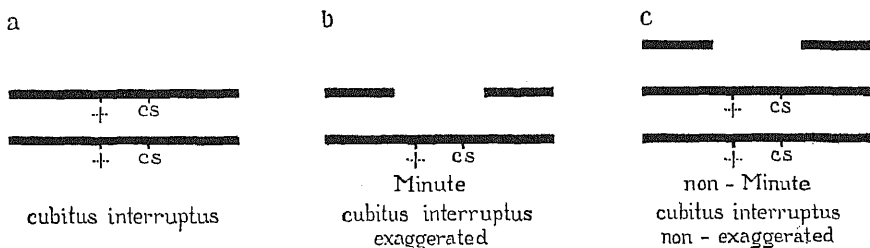


Fig. 2. Diagram for comparison of the character changes in ordinary diplo-IV cubitus interruptus flies (a), diplo-IV flies with the Minute IV deficiency in one member and the included cubitus interruptus gene in the other (b), and triplo-IV flies with the deficiency in one member and the cubitus interruptus gene in the two others (c). cs, cubitus interruptus; +, the haplo-insufficient normal allelomorph responsible for the Minute character change.

in the normal section opposite to the deficiency in question, one or more are *haplo-insufficient*; i. e., when present in single quantity only, such normal allelomorphs are not potent enough to produce the wild phenotype. This results in the dominant deviations from the wild type, in the present case in the Minute IV character complex (see fig. 2, b).

Correspondingly the exaggeration of included recessives in compound with the deficiency is due to the fact that the mutant gene in question is present in single quantity only, (see fig. 2, b) i. e., without any normal or mutant allelomorph of this gene being present at the same time (GOLDSCHMIDT, 1927).

Applied to the present case the situation is as follows: In the triplo-IV flies with one dose of the deficiency the section opposite to the deficiency is represented twice (fig. 2, c). Accordingly, due to the

additive effect of the *two* doses of the haplo-insufficient normal allelomorph (or allelomorphs) present in this section, the threshold for the production of the wild phenotype is passed and the fly will be non-Minute in spite of the presence of the deficiency. Further, the two normal maternal IVth chromosomes both carry the cubitus interruptus gene and there is no normal allelomorph of this gene present in these flies since the third representative of the IVth chromosome is deficient for the corresponding section. Accordingly these flies are cubitus interruptus. Finally, the fact that these triplo-IV flies were cubitus interruptus of the ordinary, non-exaggerated type in spite of the presence of the deficiency is also on the above view in accordance with expectation since they carry the included mutant recessive in double dose, the exaggeration of an included recessive only occurring when it is left alone so to speak, *i. e.*, when it is present in single quantity only (see further on these points MOHR, 1933).

If the above explanation is correct we would by out-crossing these exceptional females expect the Minute IV character to come to light again in F_1 in that part of the diplo-IV offspring which receive the deficient IVth chromosome from the mother and a normal IVth chromosome from the father.

The actual tests confirmed this expectation. One of the exceptional non-Minute females was out-crossed to wild-type males and gave 92 wild-type and 42 Minute IV offspring. The other was back-crossed to cubitus interruptus males and gave 209 cubitus interruptus and 23 Minute IV-exaggerated cubitus interruptus compound flies (Dr. EKER, C. 125—126). Of the 209 cubitus interruptus flies obtained in the latter test 25 were classified as exhibiting the cubitus interruptus character to an exceptionally weak degree. There is reason to assume that these flies belonged to the triplo-IV cubitus interruptus class. But due to extraneous causes the test had to be interrupted, so this point has not been conclusively determined.

If there is no preferential type of disjunction in the triplo-IV flies with one IVth chromosome carrying the deficiency then the expectation is in the above tests $\frac{2}{6}$ triplo-IV offspring, two of which have received the deficient chromosome, $\frac{2}{6}$ of ordinary diplo-IV flies and $\frac{1}{6}$ of diplo-IV flies with one member of the pair carrying the deficiency. Only the latter will exhibit the Minute-IV character. The deviations encountered in the two tests are probably due to differential viability among these classes. Thus, we know for instance that the Minute IV-exaggerated cubitus interruptus compound flies obtained in C. 126 are

of lowered viability. If the non-Minute and Minute classes in the two cultures are added, then the deviations balance each other so that we obtain a fair 5 : 1 ratio. But much importance can not be attributed to the numerical ratios obtained in a limited test where such different chromosomal aberrations are involved, the viability relations of which have not been studied in detail.

In concluding, the following survey of our present knowledge of IV-chromosome mutant genes may be given: Up to 1925 (MORGAN, BRIDGES, STURTEVANT, 1925) the following were known: eyeless (HOGE), eyeless² (NONIDEZ), bent (MULLER), bent² (MORGAN) and shaven (BRIDGES). In addition BRIDGES had discovered the haplo-IV (Diminished) and triplo-IV type. Since then the list has increased by the dominant Minute IV (BRIDGES), cubitus interruptus (TERENTIEV), rotated abdomen (BELIAJEFF), all referred to above, as well as by dominant Eyeless (MULLER, 1930), a dominant Cubitus interruptus (STURTEVANT, unpublished) and by the naked mutant described in this paper.

LITERATURE CITED.

1. BELIAJEFF, N. K. 1931. Erbliche Asymmetrie bei *Drosophila*. — Biol. Zentr.-bl. 51: 701—708.
2. GOLDSCHMIDT, R. 1927. Physiologische Theorie der Vererbung. — Berlin 1927: 1—247.
3. MOHR, O. L. 1933. On the potency of mutant genes and wild-type allelomorphs. — Proc. Vth Internat. Congress of Genet., in press.
4. MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B., STURTEVANT, A. H. 1925. The Genetics of *Drosophila*. — Bibliographia Genetica II: 1—262.
5. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A. H., BRIDGES, C. B. 1926. The constitution of the germ material in relation to heredity. — Carnegie Inst. Year Book, No. 25: 308—312.
6. — 1928. The constitution of the germinal material in relation to heredity. — Carnegie Inst. Year Book, No. 27: 330—335.
7. MULLER, H. J. 1930. Types of visible variations induced by X-rays in *Drosophila*. — Journ. Genetics 22: 299—334.
8. TERENTIEV, E. L. 1931. — Jour. Biol. Exp. 7: 187—190. (In Russian.)

LINKAGE OF A QUANTITATIVE AND A QUALITATIVE CHARACTER IN BARLEY

BY H. WEXELSEN

FELLESKJØPETS STAMSEDGAARD, HJELLUM, NORWAY

FOR the utilization of genetics in plant and animal breeding the inheritance of quantitative characters is a most important problem, and a problem which is as yet almost wholly unsolved. The numerous experiments carried out have had rather unconvulsive results. The general conclusion has been that several multiple factors are most often involved, but it has not been possible to give definite answers to the following important questions: The exact number of factors involved, the quantitative effect of each factor in homozygous and heterozygous condition and the quantitative effect of the different combinations of the various factors. The unconvulsive results of the experiments on quantitative characters have put them in the background of genetic interest, as an unfruitful line of research, but as they are very important, both practically and theoretically, their solution cannot in the long run be neglected. For the vindication of genetic theory in general, it is of the utmost importance that quantitative characters can be attributed, undisputably, to Mendelian unit factors. Two lines of attack seem to offer themselves for a more effective analysis of quantitative characters:

1. A more refined experimental technique and refined methods of mathematical treatment of statistical results. (FISHER, IMMER and TEDIN 1932).

2. By establishing linkages between qualitative and quantitative characters.

As a contribution to the latter problem the present study is presented. The qualitative character is rough versus smooth awn and the quantitative is length of internode of the spike. The material is derived from a cross made for practical purposes between the following two varieties:

Machine, a six-row variety (*Hordeum tetrastichum*) with rough awns, and internode length which under normal conditions have averaged, 3.55 mm. *Machine* is a pedigree variety bred by the late Dr. CHRISTIE and is the most extensively used barley in Norway.

Smooth awn barley C₁4252. Likewise a six-row barley with

average internode length 4.05 mm. The awn is smooth except the last, terminal $\frac{1}{4}$ or $\frac{1}{3}$, which carries small teeth giving a slight roughness to the tip of the awn. Seed of this strain was obtained from The United States Department of Agriculture.

The cross was made in 1928 and part of the F_1 was grown the following winter at the Agricultural College Aas, through the courtesy of G. HIORTH. F_2 of the plants were grown in the field in 1929 and F_3 in 1930. A second lot of F_1 plants were grown in 1929 and F_2 and F_3 in 1930 and 1931 respectively.

INHERITANCE OF ROUGH-SMOOTH AWN.

F_1 proved to be rough, although not quite as rough as the Machine parent. In F_2 and F_3 all rough were classified together, as the difference between homo- and heterozygotes was vague. The rough-awned group in F_2 was sharply limited from the smooth group which was as smooth as the smooth parent. Macroscopic inspections revealed no variation in dentation in the smooth group. F_2 thus gave a clear monofactorial segregation. The data of segregation are:

Number of plants				Number of plants			
	rough	smooth	total		rough	smooth	total
F_2 1929	187	58	245	F_3 1930	1145	341	1486
F_2 1930	277	91	368	F_3 1931	3502	1099	4601
	464	149	613		4647	1440	6087
3 : 1 exp.	459.75	153.25	613		4565.25	1521.75	6087
D =		$\div 4.25$		D =		$\div 81.75$	
D/m =		0.4		D/m =		2.4	
Number of F_3 families							
	homozygous rough		heterozygous	homozygous smooth		total	
1930	47		82	40		169	
1931	84		155	72		311	
	131		237	112		480	
1 : 2 : 1 expect.	120		240	120		480	

The F_2 segregation agrees well with the numbers expected on a 3 : 1 ratio and the distribution of F_3 families is also normal. In the segregating F_3 families there is in the total a deficit of smooth which amounts to 2.4 times the standard error. On the basis of 6087 individuals such a deviation must be regarded as significant. In F_3 there seem to be a tendency for F_3 families from some F_1 plants to give an

excess of smooth and from other F_1 plants to give a deficit of smooth. Most probably we have to do here, not with a viability effect of the smooth factor, but with some gene linked to it and effecting viability. Whatever the cause of this small irregularity the segregation is clearly monofactorial and we apparently have to deal here with the same factor as described by HARLAN (1920), HAYES, STAKMAN, GRIFFEE and CHRISTENSEN (1923), HOR (1924), LUNDEN (1931) and others.

INHERITANCE OF LENGTH OF INTERNODE.

The internode length was determined as the average length of all internodes of the rachis, excluding the 3 lower and the two upper ones, as these often differ sharply from the remainder and show a wider variation. Measurements were made on F_2 in 1929 and 1930 and on F_3 in 1930 and 1931. In 1930 the material was badly attacked by the frit fly (*Oscinella frit* L.); the attack reduced the number of plants, increased internode length and the variability of the character. It is well known that border plants have abnormal internode lengths and a little experiment that we carried out with the two-rowed variety Abed Binder showed clearly the effect of spacing on internode length:

	Length of spike	Number of internodes	Length of internode
ca. 2 cm spacing	$59,25 \pm 2,01$ mm	$18,0 \pm 0,45$	$3,29 \pm 0,04$ mm
» 8 »	$82,70 \pm 2,16$ »	$23,8 \pm 0,58$	$3,48 \pm 0,06$ »
	$D = 23,45 \pm 2,95$ »	$D = 5,8 \pm 0,73$	$D = 0,19 \pm 0,07$ »

In all three characters there is a significant increase with increased spacing. It is probably the same factors which caused the difference between the material of 1929 and 1930, by way of the fly attack. The effect of the fly attack is clearly demonstrated in the F_2 data, Table 1 and Fig. 1. The differences in mean internode length between the two years 1929 and 1930 are:

Machine :	$+ 0,44 \pm 0,06$ mm
C_I 4252 :	$+ 0,19 \pm 0,09$ »
F_2 :	$+ 0,36 \pm 0,03$ »

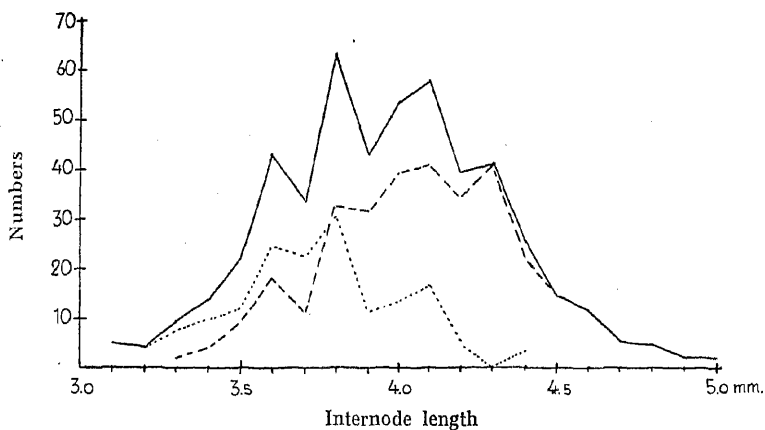
The coefficients of variation of the two years are 1929 = 6,81 %, 1930 = 8,09 %.

In Fig. 1 are presented the F_2 curves of 1929 and 1930 and the combined curve of both. It demonstrates the fact that modifications caused by external conditions may give the appearance of increased genetic variation. If the fly attack had effected only a part of an F_2 in

TABLE 1. *Internode length of parent*

	Number of plants with											
	3,1	3,2	3,3	3,4	3,5	3,6	3,7	3,8	3,9	4,0	4,1	4,2
1929												
Machine	—	—	—	1	4	2	3	—	—	—	—	—
C ₁ 4252	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	1
F ₂	5	4	7	9	12	24	22	30	11	13	16	5
1930												
Machine	—	—	—	—	—	—	1	2	2	3	4	1
C ₁ 4252	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5
F ₂	—	—	2	4	9	18	11	32	31	39	40	34

a single year and had not been as striking as in this case, it might have been very difficult to detect the real cause of the increased variation and one might even have got the impression of transgressive segregation. Much of the variation in quantitative experiments ascribed to multiple factors is probably caused by modificative variability of

Fig. 1. F_2 1929. ---- F_2 1930. — F_2 1929—30

various kinds. Much attention should therefore be paid to experimental methods which will make it possible to determine the nature and extent of modificative variation. Numerous plots of the parent varieties should be grown as check plots in F_2 and F_3 .

Owing to the small number of plants and the abnormal internode length in F_3 in 1930 it is impossible to use them for genetic analysis.

varieties and F_2 in 1929 and 1930.

internode in mm:										number of plants	mean internode length	standard error \pm
4,3	4,4	4,5	4,6	4,7	4,8	4,9	5,0	5,1	5,2			
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	3,57	0,03
2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	10	4,25	0,05
—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	161	3,73	0,02
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	3,98	0,05
5	2	2	4	—	1	—	1	—	1	22	4,44	0,06
40	21	14	11	5	4	2	2	—	—	319	4,09	0,02

The abnormal internode length of F_2 of the same year makes it impossible to compare the internode lengths of F_2 plants with F_3 families in 1931. It is therefore only the latter material that has been employed in the genetic analysis.

The material was grown in rows, 1,20 m. long and 20 cm. apart; borders of oats were grown to counteract the effect on border plants, all plants are therefore included in the measuring. The plants were not spaced at even distances in the row, and according to what has been mentioned above this will cause increased variation. The data in Table 2 on the parent varieties grown in 5 two-rowed plots with F_3 show, however, that the variation in each is reasonably small, the coefficients of variation (C. V.) being 3,11 % in both. Table 2 gives the data for each row separately, as this is the best unit of comparison with F_3 families. It shows that there is only slight overlapping of the variation curves of the two varieties. The mean of the differences between adjacent plots of the two parents is $0,501 \pm 0,017$ mm, which should give us the best measure of the difference in internode length between Machine and C_1 4252.

Taking each two-rowed plot as unit, we find that there is a definite effect of the position of the plot in the field on internode length:

Machine	C_1 4252
Plot No. 1 $3,48 \pm 0,020$ mm.	Plot No. 1 $3,93 \pm 0,018$ mm.
2 $3,57 \pm 0,015$	2 $4,03 \pm 0,018$
3 $3,54 \pm 0,015$	3 $4,05 \pm 0,014$
4 $3,55 \pm 0,013$	4 $4,14 \pm 0,015$
5 $3,63 \pm 0,019$	5 $4,12 \pm 0,016$

In Machine, No. 1 is definitely shorter and No. 5 longer than the remaining three. In C₁ 4252 there is an evenly increasing internode length from 1 to 5.

On the basis of this analysis of the internode length and its variation in the parents we have compared the F_3 families, taking into

TABLE 2. *Internode length of parent varieties.*

	Internode length			standard error of mean ±	Coeffi- cient of Variation (C. V.)	number of plants
	mean	lowest	highest			
Machine	mm	mm	mm	mm	%	
row nr. 1.....	3,46	3,30	3,57	0,013	2,20	14
2.....	3,50	3,30	3,75	0,034	4,11	18
3.....	3,56	3,39	3,73	0,019	2,89	30
4.....	3,57	3,38	3,73	0,024	3,13	22
5.....	3,57	3,31	3,75	0,022	3,39	33
6.....	3,51	3,29	3,78	0,021	3,68	39
7.....	3,55	3,30	3,71	0,014	2,56	27
8.....	3,55	3,31	3,70	0,020	2,93	28
9.....	3,63	3,38	3,75	0,022	2,83	21
10.....	3,63	3,38	3,85	0,033	3,40	21
	3,55	3,33	3,73	—	3,11	25,3
C ₁ 4252						
row nr. 1.....	3,91	3,56	4,19	0,030	3,45	20
2.....	3,95	3,75	4,18	0,022	3,04	30
3.....	4,03	3,71	4,19	0,020	3,33	45
4.....	4,03	3,75	4,30	0,018	3,23	52
5.....	4,07	3,83	4,25	0,020	3,19	44
6.....	4,04	3,71	4,38	0,018	3,61	73
7.....	4,15	3,92	4,38	0,023	3,35	35
8.....	4,13	3,81	4,35	0,020	2,82	35
9.....	4,10	3,92	4,30	0,027	2,83	19
10.....	4,12	3,92	4,29	0,019	2,26	24
	4,05	3,79	4,28	—	3,11	37,7

consideration the mean, range of variation and distribution of individuals with different internode lengths, and also the coefficient of variation, the latter seen in relation to the number of plants. It was soon clear that more than one factor was involved and the families were then classified on the basis of a two factor scheme. This gave a rather good agreement with expected numbers, but the classification of

TABLE 3. Segregation of internode length in F_3 .

F_3 family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants	F_3 family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants
	mean	lowest	high- est				mean	lowest	high- est		
Constant long internode											
17—16	4.09	3.77	4.31	3.94	20	19— 5	3.92	3.50	4.31	4.30	31
28	3.90	3.81	4.20	3.11	38	6	3.85	3.55	4.07	3.79	26
39	3.99	3.63	4.27	3.55	36	7	3.87	3.54	4.42	4.99	35
53	3.91	3.73	4.11	3.68	12	8	4.07	3.63	4.50	5.33	21
68	4.13	3.80	4.33	3.58	11	10	3.81	3.50	4.10	3.96	26
82	4.08	3.81	4.36	3.46	17	11	3.93	3.55	4.25	4.07	28
100	4.03	3.66	4.28	3.82	39	13	4.01	3.75	4.18	3.72	19
18— 4	4.19	4.00	4.42	3.87	20	16	3.87	3.50	4.20	4.24	43
9	3.98	3.71	4.18	3.29	45	17	3.81	3.50	4.17	3.99	33
19— 2	3.91	3.63	4.14	3.27	23	18	3.78	3.50	4.18	5.50	31
3	4.03	3.70	4.27	4.07	36	19	3.90	3.56	4.38	5.72	29
9	3.94	3.63	4.25	3.60	42	20	3.86	3.58	4.25	5.03	33
21	4.13	3.75	4.42	3.85	27	24	4.02	3.69	4.25	4.58	16
31	4.08	3.75	4.54	3.53	22	33	3.83	3.56	4.13	3.58	34
34	4.01	3.79	4.29	2.92	22	35	4.27	4.00	4.58	4.57	28
41	4.02	3.83	4.45	3.66	29	37	3.84	3.50	4.13	4.19	32
43	4.24	4.00	4.60	3.75	22	38	3.85	3.50	4.13	4.18	35
21—14	4.01	3.85	4.14	2.22	12	39	3.94	3.56	4.13	3.83	33
15	4.00	3.75	4.25	3.53	28	40	3.83	3.45	4.19	4.23	35
16	4.01	3.70	4.38	4.14	29	42	3.80	3.50	4.15	4.90	29
27	4.04	3.80	4.38	3.74	17	20— 4	3.83	3.54	4.15	5.25	21
34	3.96	3.67	4.13	2.53	22	16	3.81	3.56	4.25	4.12	35
	4.03	3.77	4.31	3.55	25.9	24	3.96	3.75	4.35	3.81	20
						28	3.83	3.70	4.20	3.83	17
						33	3.92	3.63	4.21	4.31	25
Segregating in: long + intermediate											
17— 3	3.83	3.65	4.20	3.97	28	21— 6	3.90	3.65	4.18	3.95	16
11	3.87	3.56	4.20	3.93	40	9	3.79	3.50	4.15	4.07	31
31	3.73	3.43	4.12	4.72	23	10	3.76	3.50	4.08	4.84	14
35	3.76	3.50	4.32	4.65	35	29	3.90	3.55	4.19	3.95	30
41	4.02	3.65	4.33	4.75	20	41	3.92	3.63	4.30	3.85	23
69	3.87	3.63	4.14	3.64	23	42	3.90	3.67	4.17	3.64	12
73	3.84	3.56	4.15	3.57	17	46	4.10	3.65	4.50	4.90	35
74	3.87	3.50	4.31	6.15	9	22—10	3.99	3.64	4.33	4.41	22
75	3.76	3.50	4.12	4.20	17	18	3.70	3.57	4.04	4.49	12
79	3.83	3.46	4.25	4.52	22	19	3.86	3.64	4.23	4.30	16
87	3.76	3.50	4.20	5.00	29	23	3.81	3.62	4.12	5.14	14
110	3.93	3.44	4.45	5.73	23	24	3.94	3.57	4.15	4.11	27
113	3.88	3.56	4.17	4.12	9	25	3.98	3.68	4.44	4.27	23
116	3.86	3.50	4.08	3.68	24	33	4.04	3.79	4.35	4.60	33
117	3.92	3.67	4.31	4.57	17	23— 1	3.83	3.50	4.06	4.15	29
18— 2	3.86	3.54	4.17	4.40	33	5	3.72	3.54	4.04	4.17	31
5	3.84	3.58	4.10	3.52	24	23	3.94	3.63	4.25	5.15	36
6	3.92	3.65	4.23	4.84	16	27	4.07	3.79	4.50	5.41	8
7	3.98	3.50	4.38	5.05	44	29	3.99	3.65	4.63	5.51	25
8	3.90	3.42	4.25	5.11	32	37	3.78	3.62	4.20	4.39	25
10	3.91	3.56	4.20	4.55	35	38	3.93	3.62	4.35	6.01	24
11	3.95	3.43	4.18	4.10	42		3.85	3.56	4.24	4.47	25.9

F ₃ family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants	F ₃ family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants	
	mean	lowest	high- est				mean	lowest	high- est			
Segregating in: long + intermediate + short						23— 2	3,61	3,22	4,00	4,93	36	
17— 7	22	3,63	3,43	4,05	5,18	6	3,61	3,25	4,08	5,32	25	
	27	3,61	3,38	4,14	4,88	9	3,75	3,41	4,11	5,15	32	
	30	3,63	3,33	4,12	6,12	10	3,64	3,42	4,19	5,33	34	
	44	3,78	3,41	4,25	6,24	13	3,82	3,33	4,25	5,42	21	
	52	3,69	3,33	4,15	6,29	14	3,64	3,20	4,04	5,60	36	
	57	3,74	3,50	4,17	5,66	18	3,72	3,30	4,00	5,70	16	
	61	3,76	3,38	4,23	5,32	24	3,64	3,38	4,08	5,10	15	
	64	3,66	3,33	4,09	5,74	25	3,69	3,25	4,06	5,05	27	
	65	3,66	3,50	4,27	5,52	26	3,80	3,45	4,50	5,41	8	
	76	3,68	3,44	4,15	5,76	28	3,62	3,19	4,04	4,81	36	
	78	3,66	3,50	4,14	5,41	30	3,59	3,25	4,00	5,60	28	
	81	3,99	3,29	4,36	7,12	31	3,60	3,31	4,07	5,42	36	
	81	3,81	3,38	4,21	6,19	32	3,65	3,36	4,00	4,16	29	
	93	3,75	3,43	4,19	4,51	34	3,76	3,44	4,17	5,53	33	
102	3,60	3,28	4,10	5,06	35	3,61	3,31	4,05	5,07	26		
112	3,65	3,33	4,09	5,18	36	3,72	3,31	4,11	5,24	28		
114	3,76	3,50	4,33	4,95	37		3,72	3,37	4,14	5,27	25,9	
19— 1	4	3,80	3,38	4,42	5,05	Constant intermediate						
	14	3,78	3,29	4,09	4,71	17— 8	3,85	3,56	4,00	3,71	32	
	15	3,81	3,33	4,25	5,24	12	3,72	3,50	3,83	3,04	16	
	23	3,75	3,43	4,29	4,99	13	3,69	3,40	4,00	3,52	33	
	25	3,67	3,33	4,13	4,28	18	3,60	3,41	3,73	3,64	13	
	25	3,74	3,29	4,29	5,91	19	3,75	3,53	4,00	3,30	18	
	27	3,80	3,42	4,13	4,68	25	3,70	3,42	3,94	3,19	47	
	28	3,70	3,38	4,11	5,03	26	3,73	3,57	3,90	2,82	22	
	29	3,85	3,29	4,63	5,70	38	3,67	3,45	3,88	3,90	17	
	32	3,81	3,42	4,21	5,41	47	3,72	3,45	3,91	3,30	24	
	20— 3	5	3,54	3,29	4,05	5,42	63	3,78	3,50	4,00	2,62	29
		7	3,62	3,35	4,20	4,97	71	3,58	3,40	3,87	4,02	22
		12	3,60	3,17	4,00	5,19	84	3,77	3,57	4,00	3,34	16
		17	3,62	3,33	4,00	5,02	98	3,82	3,61	3,91	2,75	8
20		3,79	3,42	4,29	4,80	103	3,76	3,54	4,00	3,56	27	
21		3,82	3,33	4,13	5,16	104	3,79	3,50	4,00	3,80	14	
22		3,77	3,43	4,25	5,81	105	3,72	3,50	3,93	3,09	31	
23		3,64	3,20	4,10	5,58	106	3,64	3,50	3,89	4,07	12	
29		3,77	3,30	4,10	4,62	108	3,69	3,41	3,90	3,14	25	
30		3,72	3,38	4,25	6,18	109	3,73	3,66	3,99	2,28	11	
21— 1	2	3,80	3,50	4,40	5,84	115	3,75	3,54	4,00	2,76	12	
	7	3,69	3,19	4,08	5,18	19—12	3,67	3,43	3,91	3,19	27	
	11	3,71	3,33	4,14	4,15	22	3,73	3,50	3,95	2,57	28	
	12	3,68	3,33	4,08	4,62	20— 2	3,65	3,45	4,00	3,81	34	
	13	3,76	3,50	4,10	4,97	6	3,65	3,40	3,92	3,73	24	
	19	3,62	3,31	4,17	5,36	25	3,76	3,50	4,00	3,54	35	
	20	3,59	3,31	4,04	4,60	26	3,83	3,63	4,09	3,73	18	
	23	3,75	3,33	4,08	5,17	27	3,59	3,42	3,93	3,62	26	
	28	3,81	3,43	4,08	5,28	21—32	3,82	3,60	4,00	2,91	35	
	31	3,66	3,38	4,06	4,18	43	3,72	3,50	3,92	3,08	35	
22—12	2	3,80	3,42	4,29	5,45	47	3,82	3,67	4,00	2,67	11	
	7	3,72	3,33	4,25	5,83	22— 3	3,63	3,40	3,88	4,00	16	
	12	3,62	3,25	4,14	5,64	32	3,61	3,42	3,82	3,10	32	
	13	3,77	3,33	4,21	5,81	23—21	3,66	3,50	3,80	2,32	11	
	19	3,67	3,32	4,09	5,50		3,72	3,50	3,94	3,28	23,2	
	28	3,68	3,33	4,17	4,59							
	31	3,68	3,33	4,17	4,59							

F ₂ family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants	F ₃ family nr.	internode length mm			C. V. %	num- ber of plants
	mean	lowest	high- est				mean	lowest	high- est		
Segregating in : intermediate + short											
17—1	3,54	3,23	3,75	5,04	21	21—21	3,55	3,25	3,82	6,20	14
2	3,67	3,36	4,06	4,14	23	23	3,45	3,20	3,67	4,00	35
4	3,58	3,29	4,00	5,08	28	25	3,42	3,25	3,83	4,04	26
5	3,70	3,36	4,00	4,70	36	30	3,59	3,25	4,00	4,60	35
9	3,58	3,09	3,88	3,61	25	31	3,70	3,38	4,10	4,38	26
14	3,56	3,38	3,81	4,97	17	36	3,67	3,44	3,94	4,09	35
15	3,56	3,25	3,80	3,80	19	38	3,64	3,33	3,96	3,85	35
17	3,54	3,25	3,86	3,95	27	45	3,61	3,50	3,92	4,29	14
20	3,49	3,30	3,75	5,07	25	48	3,64	3,38	4,00	4,37	14
23	3,71	3,45	4,04	4,52	29	22—1	3,29	3,00	3,94	6,07	35
24	3,51	3,21	3,81	4,22	25	5	3,51	3,33	3,67	3,02	12
32	3,74	3,42	4,00	4,81	13	6	3,59	3,25	3,91	5,38	35
33	3,73	3,45	4,00	4,59	40	7	3,60	3,33	3,90	4,25	20
34	3,70	3,43	4,07	4,38	37	8	3,48	3,21	3,88	4,54	28
36	3,69	3,46	4,00	4,28	23	11	3,49	3,27	3,75	4,89	14
37	3,62	3,25	3,93	5,14	33	13	3,65	3,25	3,96	4,63	35
40	3,57	3,21	3,97	6,50	33	15	3,48	3,20	3,91	4,68	23
45	3,62	3,33	3,88	3,95	28	16	3,55	3,35	3,79	3,13	13
46	3,79	3,39	4,00	4,43	27	17	3,51	3,19	3,67	4,60	12
49	3,60	3,43	3,80	4,03	12	20	3,59	3,25	3,81	3,84	35
51	3,70	3,44	4,00	3,78	28	21	3,67	3,17	3,87	4,31	18
54	3,60	3,38	3,80	5,19	27	23—4	3,73	3,46	3,92	3,67	30
55	3,51	3,23	3,83	4,33	28	7	3,67	3,44	4,00	4,41	16
56	3,63	3,39	3,80	5,18	34	11	3,46	3,46	3,86	5,29	36
58	3,59	3,33	3,88	4,12	33		3,59	3,31	3,90	4,48	26,4
59	3,62	3,42	4,00	4,86	20	Constant short					
60	3,40	3,22	3,90	4,18	46	17—6	3,50	3,33	3,67	3,71	9
62	3,72	3,33	4,06	3,87	37	10	3,45	3,25	3,78	4,00	35
67	3,50	3,19	4,00	5,09	38	48	3,52	3,47	3,69	2,41	10
70	3,63	3,27	3,81	3,85	29	50	3,44	3,18	3,70	4,07	45
72	3,71	3,29	4,08	3,85	42	85	3,53	3,25	3,87	3,97	41
77	3,63	3,30	3,92	4,85	27	86	3,64	3,30	3,85	3,87	44
80	3,55	3,43	3,84	5,01	23	20—9	3,59	3,25	3,68	3,68	35
89	3,64	3,42	3,97	4,34	24	18	3,36	3,15	3,54	3,54	23
90	3,54	3,30	3,87	4,29	26	21—4	3,48	3,25	3,64	3,36	11
92	3,48	3,17	3,80	4,25	39	26	3,56	3,33	3,83	3,54	12
95	3,60	3,22	3,83	4,17	22	33	3,53	3,33	3,79	2,92	35
96	3,52	3,17	3,80	4,63	46	35	3,49	3,30	3,83	4,18	35
99	3,67	3,36	4,00	5,20	11	40	3,48	3,06	3,67	3,97	35
107	3,59	3,33	3,92	3,51	24	44	3,54	3,38	3,83	3,16	29
111	3,61	3,38	4,00	3,55	22	22—2	3,38	3,21	3,55	—	8
19—26	3,75	3,50	4,00	4,29	23	4	3,40	3,19	3,64	3,00	35
30	3,53	3,19	3,88	5,16	40	9	3,47	3,22	3,62	3,26	35
44	3,73	3,40	3,95	4,02	15	14	3,41	3,25	3,67	3,61	35
45	3,62	3,35	3,88	3,95	28	26	3,43	3,21	3,67	2,92	23
20—10	3,49	3,10	3,85	5,30	23	29	3,27	3,17	3,46	3,69	26
11	3,49	3,10	3,83	5,56	28	23—16	3,50	3,31	3,65	3,83	31
13	3,45	3,19	3,69	3,80	31	17	3,40	3,13	3,71	4,50	21
14	3,76	3,50	4,05	5,11	21	20	3,44	3,17	3,70	3,49	25
15	3,58	3,33	3,83	4,94	18		3,47	3,25	3,70	3,55	27,7
19	3,51	3,17	3,83	4,13	16						
21—17	3,49	3,23	3,92	4,96	20						
18	3,59	3,31	3,88	4,23	30						

several families was doubtful, owing to the overlapping of the variation curves and too small a number of plants in some families. It was clear, however, that we had recovered the parent types in about $\frac{1}{16}$ of the total and obtained a new constant group, intermediate in internode length between the parents. The difficulties of classification were partly solved by the appearance of a rather strong correlation between long internode and smooth awn, which made it possible to trace one of the internode factors in the segregations. Before entering upon this correlation, we shall first deal with the classification finally obtained of the F_3 families, Table 3.

1. The first group comprises 23 families classified as having *constant long* internode, both in mean and range of variation they are very similar to $C_1 4252$. The coefficient of variation is somewhat larger, a fact that holds true for the whole crossbred material and which may be due to the presence of a third factor influencing internode length.

2. The next group contains 68 families classified as segregating: *long + intermediate*. They include the whole range of variation of $C_1 4252$, but only a part of that of Machine, the lowest value being about the mean of Machine. The group has a larger C. V. than the constant long, but classification was not always easy. One family 19—35 has a mean above that of constant long, namely 4.27 mm, but is evidently segregating, its lower and upper limits being 4.00 and 4.58. This indicates the existence of a third factor causing transgressive segregation beyond the limits of $C_1 4252$, but it may also be an extreme modification of internode length. There are, however, in the constant short group also indications of transgressive segregation and the increased value of C. V. throughout the cross supports the suggestion of still another factor or factor combination effecting internode length.

3. The third group segregates in: *long + intermediate + short* and should be identical with the F_2 segregation. Its mean internode length is 3.72 as compared with 3.73 of $F_2 1929$. It has a larger range of variation and C. V. than the former group, but in several cases it was doubtful whether a family should be placed in one group or the other.

4. The following group is *constant intermediate*, with mean the same as the former, 3.72, but with much reduced variation, range of variation being 3.50—3.97 and C. V. = 3.28 %. This group contains 33 families.

5. The next group, 77 families, are *segregating intermediate + short*. Its average values are: mean 3.59, range 3.31—3.90 and C. V.

4.48 %. The mean lies very near that of constant short, and the limit between these two groups is often vague.

6. *Constant short*, 23 families, with average mean 3.47 and C. V. 3.55 %. These values agree well with those of the Machine parent. As mentioned there are indications of segregation below the values of Machine, *i. e.* F_3 family 22—29 with mean 3.27 and range 3.17—3.46. But in view of the evidence of variation within the field, it cannot be definitely stated whether we have here genetic or modificative variation.

In Table 4 are found summarised the data just given. From this table we get the following distribution of F_3 families:

TABLE 4. *Summarised data on segregation in F_3 .*

	number of F_3 families	internode length			C. V. %
		mean mm	lowest mm	highest mm	
C_1 4252	10	4.05	3.79	4.28	3.11
1. Constant long	22	4.03	3.77	4.31	3.55
2. Long + intermediate ...	68	3.85	3.56	4.24	4.47
3. Long + intermediate + + short	71	3.72	3.37	4.14	5.27
4. Constant intermediate ...	33	3.72	3.50	3.94	3.28
5. Intermediate + short ...	77	3.59	3.31	3.90	4.48
6. Constant short.....	23	3.47	3.25	3.70	3.55
Machine	10	3.55	3.33	3.73	3.11

Constant long;	long + interm.;	long + interm. + short;	constant interm.;
Found 22	68	71	33
Expected .. 18,375	73,500	73,500	36,750

Interm. + short;	constant short;	total	
Found 77	23	294	
Expected .. 73,500	18,375	294	$X^2 = 3.613 \quad P = 0.61$

The agreement with expected numbers is very good.

However, classification was in several cases doubtful and some arbitrary judgment had to be used, which may put some doubt on the classification, however good the agreement may be. A more definite classification and thorough analysis of F_3 was made possible by the correlation between long internode and smooth awn. Already F_2 gave clear evidence of this correlation:

	Number of plants with internode length in mm.																				Number of plants	Mean internode length
	3,1	3,2	3,3	3,4	3,5	3,6	3,7	3,8	3,9	4,0	4,1	4,2	4,3	4,4	4,5	4,6	4,7	4,8	4,9	5,0		
<i>F</i> ₂ 1929 rough	5	4	7	9	12	19	16	21	6	9	12	1	—	1	—	—	—	—	—	—	122	3,68 ± 0,03
smooth	—	—	—	—	—	5	6	9	5	4	4	4	—	2	—	—	—	—	—	—	39	3,87 ± 0,04
<i>F</i> ₂ 1930 rough	—	2	—	2	9	15	8	30	28	32	30	22	27	10	9	6	3	3	1	1	238	4,05 ± 0,02
smooth	—	—	—	2	—	3	3	2	3	7	10	12	13	11	5	5	2	1	1	1	81	4,21 ± 0,04

In *F*₂ 1929 and 1930 we find a significant difference between the mean internode lengths of rough and smooth. The correlation between the two characters is clearly demonstrated in fig. 2. In segregating *F*₂ families we have also calculated the differences between the mean internode lengths of rough and smooth, and tested the significance of the

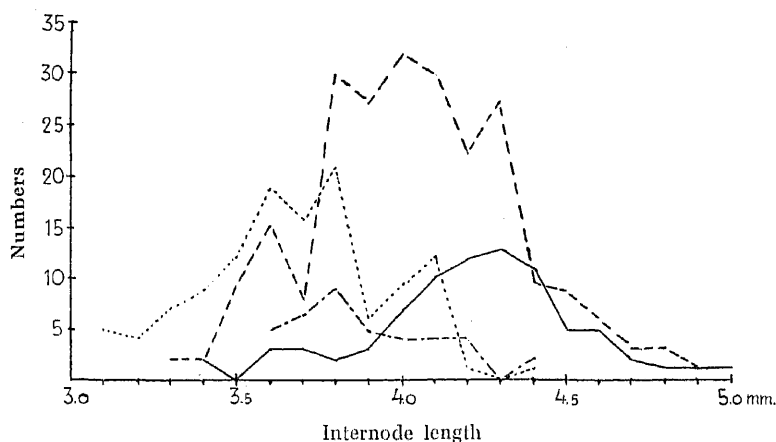


Fig. 2. *F*₂ rough 1929. ---- *F*₂ rough 1930.
- . - . - *F*₂ smooth 1929. — *F*₂ smooth 1930.

differences by the method given by FISHER (1928), by which we obtain the value of *t*, that is the difference divided by the standard error as estimated by this method (Table 5). The tables of *t* give us the values of *P* which is the probability of obtaining, on chance alone, the value of *t*. A small value of *P* therefore indicates that the difference is statistically significant and we have taken *P* = 0,05 as limit. Tested in this way we have found that of 148 families segregating for roughness of awn, 15 show no statistically significant difference between rough and

TABLE 5. *Difference in mean internode length of smooth and rough plants in F_3 .*

F_3 family nr.	difference D mm	stan- dard error of D mm	t	P	F_3 family nr.	difference D mm	stan- dard error of D mm	t	P
17—1	+0,11	±0,152	0,721	0,48	18—2	+0,21	±0,050	6,527	<0,01
7	+0,19	0,125	2,610	0,02	6	+0,27	0,085	3,962	<0,01
9	+0,24	0,046	11,500	<0,01	7	+0,21	0,063	9,729	<0,01
14	+0,14	0,085	2,500	0,02	8	+0,18	0,111	1,422	0,22
17	+0,21	0,043	5,730	<0,01	19—1	+0,14	0,075	6,618	<0,01
19	+0,09	0,054	1,780	0,10	7	+0,23	0,118	4,624	<0,01
20	+0,29	0,036	5,370	<0,01	13	+0,12	0,069	3,956	<0,01
22	+0,31	0,118	7,540	<0,01	14	+0,24	0,081	7,122	<0,01
27	+0,27	0,070	10,940	<0,01	15	+0,29	0,059	17,249	<0,01
30	+0,39	—	4,914	<0,01	16	+0,22	0,045	10,792	<0,01
31	+0,26	0,060	6,525	<0,01	17	+0,15	0,062	6,989	<0,01
35	+0,18	0,067	8,473	<0,01	18	+0,29	0,062	7,975	<0,01
37	+0,30	0,042	12,559	<0,01	19	+0,30	0,065	9,399	<0,01
40	+0,35	0,053	11,709	<0,01	20	+0,21	0,064	5,772	<0,01
42	+0,22	—	7,425	<0,01	23	+0,21	0,056	9,932	<0,01
44	+0,45	0,048	25,263	<0,01	25	+0,36	0,075	12,906	<0,01
51	+0,12	0,048	7,176	<0,01	27	+0,27	0,044	12,374	<0,01
52	+0,29	0,069	9,648	<0,01	28	+0,20	0,067	7,225	<0,01
54	+0,23	0,056	7,364	<0,01	29	+0,31	0,107	10,537	<0,01
55	+0,24	0,046	2,753	0,01	30	+0,14	0,054	2,588	0,02
57	+0,24	0,042	7,100	<0,01	32	+0,25	0,092	6,180	<0,01
58	+0,09	0,052	4,910	<0,01	33	+0,08	0,055	3,596	<0,01
59	+0,44	0,060	18,557	<0,01	35	+0,35	0,034	23,489	<0,01
60	+0,15	0,093	6,710	<0,01	38	+0,12	0,065	4,762	<0,01
61	+0,39	0,043	13,429	<0,01	45	+0,18	0,050	9,399	<0,01
64	+0,22	0,094	5,827	<0,01	20—3	+0,26	0,061	12,595	<0,01
67	+0,26	0,078	8,595	<0,01	4	+0,16	0,170	4,367	<0,01
70	+0,10	0,040	2,944	<0,01	5	+0,20	0,142	3,231	<0,01
74	+0,36	0,126	5,043	<0,01	6	+0,06	0,073	2,141	0,03
75	+0,05	0,117	1,138	0,32	7	+0,29	0,056	12,152	<0,01
76	+0,37	0,142	3,850	<0,01	13	+0,14	0,053	5,522	<0,01
77	+0,16	0,056	4,970	<0,01	16	+0,22	0,074	8,878	<0,01
78	+0,41	0,053	6,412	<0,01	17	+0,21	0,196	5,486	<0,01
79	+0,24	0,080	6,354	<0,01	18	+0,01	0,073	1,934	0,07
80	+0,11	0,093	2,779	0,02	19	+0,14	—	3,903	<0,01
81	+0,14	0,075	5,775	<0,01	20	+0,17	—	3,366	<0,01
82	+0,00	0,077	0,000	0,90	21	+0,24	0,122	5,074	<0,01
91	+0,22	0,048	5,756	<0,01	22	+0,22	0,065	9,539	<0,01
87	+0,18	0,077	6,422	<0,01	24	+0,18	0,093	4,918	<0,01
93	+0,27	0,088	6,380	<0,01	21—1	+0,20	0,091	5,468	<0,01
95	+0,11	0,081	2,371	0,03	2	+0,24	0,083	8,181	<0,01
98	+0,09	0,077	1,927	0,10	7	+0,22	0,059	9,610	<0,01
102	+0,39	0,051	10,958	<0,01	9	+0,27	0,058	9,325	<0,01
107	+0,15	0,065	5,194	<0,01	10	+0,05	—	0,603	0,56
110	+0,22	0,113	4,654	<0,01	11	+0,29	0,055	7,702	<0,01
111	+0,18	0,124	3,922	<0,01	12	+0,33	0,074	10,791	<0,01
112	+0,19	0,050	34,057	<0,01	13	+0,36	0,060	10,673	<0,01
114	+0,28	0,128	5,883	<0,01	17	+0,10	0,079	2,137	0,05
115	+0,07	0,098	0,637	0,54					

F_3 family nr.	diffe- rence D mm	stan- dard error of D mm	t	P	F_3 family nr.	diffe- rence D mm	stan- dard error of D mm	t	P
21—19	+0,15	0,088	8,903	< 0,01	22—22	+0,38	0,059	17,276	< 0,01
20	+0,27	0,082	5,618	< 0,01	23	+0,33	0,098	9,490	< 0,01
21	+0,21	0,099	2,792	0,02	28	+0,30	0,055	17,344	< 0,01
23	+0,17	0,040	12,306	< 0,01	31	+0,18	0,063	2,149	0,03
24	+0,12	0,107	2,750	< 0,01	23—1	+0,16	0,061	21,958	< 0,01
25	+0,13	0,094	4,425	< 0,01	2	+0,22	0,051	10,204	< 0,01
26	+0,05	0,148	0,818	0,43	4	+0,12	0,048	4,168	< 0,01
28	+0,37	0,116	5,210	< 0,01	5	+0,15	0,059	5,499	< 0,01
30	+0,23	0,070	9,439	< 0,01	6	+0,21	0,070	21,901	< 0,01
31	+0,16	0,057	8,052	< 0,01	10	+0,18	0,096	6,651	< 0,01
33	+0,12	0,038	4,857	< 0,01	11	+0,19	0,057	7,607	< 0,01
36	+0,16	0,047	9,854	< 0,01	13	+0,22	0,097	3,153	< 0,01
45	+0,33	0,048	11,602	< 0,01	14	+0,27	0,055	11,957	< 0,01
22—3	+0,10	0,101	2,014	0,07	18	+0,28	0,076	4,536	< 0,01
5	+0,19	0,031	9,985	< 0,01	24	+0,43	0,089	13,099	< 0,01
6	+0,23	0,068	8,389	< 0,01	25	+0,18	—	2,308	0,04
7	+0,13	—	2,161	0,05	26	+0,25	0,052	8,749	< 0,01
8	+0,30	0,054	15,021	< 0,01	28	+0,19	0,054	9,932	< 0,01
12	+0,21	0,068	9,031	< 0,01	29	+0,38	0,142	10,489	< 0,01
13	+0,15	—	5,057	< 0,01	30	+0,16	0,082	4,307	< 0,01
16	+0,15	0,046	5,651	< 0,01	31	+0,23	0,081	10,461	< 0,01
19	+0,37	0,078	5,164	< 0,01	34	+0,18	0,074	7,073	< 0,01
20	+0,15	0,040	9,320	< 0,01	36	+0,27	0,056	8,912	< 0,01
21	+0,14	0,086	1,476	0,17	38	+0,37	0,049	13,217	< 0,01

smooth, the remaining 133 families show positive differences, that is, the smooth plants have a larger mean internode than the rough plants of the same family.

A priori, the correlation might be due to the factor for rough-smooth awn itself or to a factor linked to this gene. The breaks of the correlation in several F_3 families show that we have to do with the latter alternative.

The factor for rough-smooth awn we call $R-r$, the internode factor linked to R L_2-l_2 and the other internode factor L_1-l_1 . The linkage relations are complicated by this second factor, which apparently segregates independently of the other factors (see data above).

If we look at the families segregating for $R-r$, we have the following possible F_2 genotypes:

non-cross-over (non-co)

$$\frac{L_2r}{l_2R}$$

found 133

cross-over (co)

$$\frac{l_2R}{l_2r} \quad \frac{L_2R}{L_2r} \quad \frac{l_2r}{L_2R}$$

15

Taking the F_2 families that show no significant difference between rough and smooth to be derived from F_2 cross-over genotypes, we get 15 cross-overs. The last type represents the meeting of two cross-over gametes and should give in F_3 the reversed correlation; we have found no such family. The 148 families represent 296 gametes, of which 15 are cross-over gametes, 5.01 %. R and L are apparently rather closely linked. Regarding L_2 , we may then conclude:

1. All families giving a significant difference between rough and smooth are segregating for L_2 .

2. Families segregating for R , but without significant difference between rough and smooth are homozygous L_2L_2 or l_2l_2 .

Taking the segregations of R into consideration, we may thus correct or substantiate uncertain classifications.

We may now analyse earlier established groups with regard to L_2L_2 and R . In so doing we may disregard the possible genotypes derived from the combination of two cross-over gametes as they will be too rare to be of any importance.

In the constant long group we have 21 families that are constant smooth, F_2 genotype $L_1L_1L_2L_2rr$, one is Rr and represents a cross-over between L and r , being of the constitution: $\frac{L_1L_2R}{L_1L_2r}$. We have then 1 cross-over gamete to 43 non-co. gametes, 2.27 % crossing-over.

In the group intermediate + long the constitution of the F_2 plants may have been: $L_1L_1L_2l_2$ or $L_1l_1L_2L_2$. On the hypothesis assumed most of the smooth plants should be: $\frac{L_1L_2r}{l_1L_2r}$, a few cross-overs might be: $\frac{L_1L_2R}{L_1L_2r}$, these two types cannot be separated. There are 31 families segregating for $R-r$, 28 of these show a significant difference between rough and smooth and are therefore from the F_2 genotype: $\frac{L_1L_2R}{L_1l_2R}$, 3 show no difference and must be: $\frac{L_1L_2R}{l_1L_2r}$. Finally there are 9 families constant

rough, which must come from the F_2 type: $\frac{L_1L_2R}{L_1l_2R}$. There is an exceptionally large number of cross-overs of this type, which is probably due to difficulties in classification. If we assume that the non-separable cross-over types are of the same frequency as those that can be distinguished, we get in this group 18 cross-overs, % co = 13.24.

Of the third group, long + intermediate + short, there are 59 fami-

lies segregating for Rr , all with significant differences between rough and smooth, as expected, all being derived from the F_2 genotype $\frac{L_1 L_2 r}{l_1 l_2 R}$. There are 6 families constant rough, $\frac{L_1 l_2 R}{l_1 L_2 r}$, and 6 constant smooth, $\frac{L_1 L_2 r}{l_1 l_2 R}$, representing in all 12 cross-over types, % co = 8.45.

Of the constant intermediate, 15 are constant smooth, F_2 constitution $\frac{l_1 L_2 r}{l_1 L_2 R}$, and 13 constant rough: $\frac{L_1 l_2 R}{L_1 l_2 R}$. There are 5 families segregating for Rr , but without any significant difference between rough and smooth, the F_2 genotype may be either: $\frac{L_1 l_2 R}{L_1 l_2 r}$ or $\frac{l_1 L_2 R}{l_1 L_2 r}$, these two types cannot be separated.

By the help of R we can, however, separate the two constant intermediates and examine if L_1 and L_2 have different effects. The mean internode length of constant intermediate smooth is $3.74 \text{ mm} \pm 0.018$ and for constant intermediate rough 3.70 ± 0.019 , the difference is 0.04 ± 0.026 . This difference is not significant and the segregating families indicate no consistent difference, the two factors being apparently equal in effect.

The mean internode length of F_2 and F_3 is below the average internode length of the parents.

	Mean	Average of parents	Difference
F_2 1929	3.73	3.91	0.18
F_2 1930	4.09	4.21	0.13
F_3 1931	3.68	3.80	0.12

This indicates that the heterozygote lies nearer to the recessive type, but it is doubtful whether the results can be interpreted in this way. The number of parent plants in 1929 and 1930 is too small, in 1931 it is sufficient, but if we compare here the mean with the average of constant long and short, the difference is only 0.05. If we compare further the mean of the various F_3 groups, we get the following results:

F_2 genotype	Mean internode length in F_3	Increase over $l_1 l_1 l_2 l_2$	Increase per factor
$l_1 l_1 l_2 l_2$	3.47		
$L_1 l_1 l_2 l_2$ }	3.59	0.12	0.120
$l_1 l_1 L_2 l_2$ }			
$L_1 L_1 l_2 l_2$ }	3.72	0.25	0.125
$l_1 l_1 L_2 L_2$ }			

$L_1l_1L_2l_2$	3,72	0,25	0,125
$L_1L_1L_2l_2$ }	3,85	0,38	0,127
$L_1l_1L_2L_2$ }			
$L_1L_1L_2L_2$	4,03	0,56	0,140
			0,127

There is apparently an even increase in internode length by each dominant factor added, and we must conclude that a factor in single dose gives half the effect of the same factor in double dose.

The 77 families segregating in intermediate + short may come from F_2 genotypes $l_1l_1L_2l_2$ or $L_1l_1l_2l_2$. The 32 rough families come from the non-cross-over F_2 plants $\frac{L_1l_2R}{l_1l_2R}$ or from the cross-overs $\frac{l_1L_2R}{l_1l_2R}$, which cannot be distinguished from the former. There are 38 families segregating for R and with a significant difference between rough and smooth, which must be derived from: $\frac{l_1L_2r}{l_1l_2R}$, 3 families show no difference and must be $\frac{L_1l_2r}{l_1l_2R}$. There are further 4 constant smooth families which must come from $\frac{l_1L_2r}{l_1l_2R}$. In all there are 7 cross-over gametes of the type lr , the LR co gametes cannot be distinguished from the non-cross-overs, but if we assume them to be equally frequent, we get 9,09 % co.

The constant short group have 20 families that are constant rough, and 3 that are Rr . This gives us 3 cross-over gametes of 46 co = 6,52 %. The data just discussed will be found summarised in Table 6. The numbers in column 4 are calculated on the basis that the non-separable cross-overs have the same frequency as those that can be separated. With the exception of one cross-over type in the second group the numbers in each are fairly consistent. Totally we get 9,91 % crossing-over between L_2 and r .

CONCLUSION.

The data seem to be well explained on the basis of two factors for the difference in internode length, with about equal effect. There are indications of the presence of a third factor. The effect of the factors in a heterozygous condition is about half of the effect in a homozygous condition. One of the factors is linked to the factor for rough versus smooth awn with about 10 % crossing-over.

TABLE 6. *Interrelations of L_1 , L_2 and R .*

Type of segregation for internode in F_3	F_2 genotypes	numbers based on segregation in F_3	calculated numbers	non-co gametes	co gametes	% co
Constant long	$L_1L_1L_2L_2RR$	—	—	43	1	2,27
	» Rr	1	1			
	» rr	21	21			
Long + intermediate...	$L_1l_1L_2L_2RR$	—	—	118	18	13,24
	$L_1L_1L_2l_2RR$	9	9			
	$L_1l_1L_2L_2Rr$	3	3			
	$L_1L_1L_2l_2Rr$	28	28			
	$L_1l_1L_2L_2rr$	28	22			
	$L_1L_1L_2l_2rr$		6			
Long + interm. + short	$L_1l_1L_2l_2RR$	6	6	130	12	8,45
	» Rr	59	59			
	» rr	6	6			
Constant intermediate	$L_1L_1l_2l_2RR$	13	13	61	5	7,58
	$l_1l_1L_2L_2RR$	—	—			
	$L_1L_1l_2l_2Rr$	5	2,5			
	$l_1l_1L_2l_2Rr$		2,5			
	$L_1L_1l_2l_2rr$	—	—			
Intermediate + short...	$l_1l_1L_2L_2rr$	15	15	140	14	9,00
	$L_1l_1l_2l_2RR$	32	25			
	$l_1l_1L_2l_2RR$		7			
	$L_1l_1l_2l_2Rr$	3	3			
	$l_1l_1L_2l_2Rr$	38	38			
	$L_1l_1l_2l_2rr$	—	—			
Constant short.....	$l_1l_1L_2l_2rr$	4	4			
	$l_1l_1l_2l_2RR$	20	20	43	3	6,52
	» Rr	3	3			
	» rr	—	—			
		294	294,0	535	53	9,01

There are few instances in the genetics of plants in which a definite linkage has been established between a quantitative and a qualitative character. We shall not here review the literature on this subject, as we intend to treat it more fully in a future paper, but we wish to point to the importance of finding and analysing such cases. The pre-

sent case also illustrates the help obtained by linkages in analysing quantitative factors, whose effect is so small that it is easily slurred by modificative variation. The majority of factors for quantitative characters are probably of this nature.

LITERATURE CITED.

1. FISHER, R. A. 1928. Statistical methods for research workers. — Oliver and Boyd, London.
 2. FISHER, R. A., IMMER, F. R., and TEDIN, O. 1932. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. — *Genetics*, vol. 17, no. 2. 107—124.
 3. HARLAN, HARRY V. 1920. Smooth-awned barleys. — *Journ. Amer. Soc. Agron.* 12. 205—208.
 4. HAYES, H. K., STAKMAN, E. C., GRIFFEE, FRED., and CHRISTENSEN, J. J. 1923. Reaction of barley varieties to *Helminthosporium sativum*. — *Minn. Agr. Sta. Tech. Bull.* 21.
 5. HOR, KVEN S. 1924. Interrelation of genetic factors in barley. — *Genetics* 9. 151—180.
 6. LUNDEN, A. P. 1931. Arvelighetsundersøkelser i bygg. (Inheritance studies in barley). — 41. Årsberetning om Norges Landbrukshøiskoles Åkervektsforsøk. 1—26.
-

CROSSING-OVER IN TRIPLOIDS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* WITH ATTACHED X-CHROMOSOMES

BY GERT BONNIER

ANIMAL BREEDING INSTITUTE AND UNIVERSITY OF STOCKHOLM

I. INTRODUCTION.

IN their paper on crossing-over in the X-chromosomes of triploid females of *Drosophila melanogaster* BRIDGES and ANDERSON (1925) made a very thorough investigation concerning the finer details of the mechanism of crossing-over. Their method of experimentation was to introduce a number of mutant genes in each of the three X-chromosomes of the triploids, and thus it was possible to follow in the progeny of these females each part of each X-chromosome separately. Though this mode of working is a very complicated one and they were therefore unable to obtain a large material their investigation resulted in a number of important conclusions.

It seemed, however, to me that the same kind of investigation could be simplified by introducing mutant genes in one X-chromosome only. I therefore started some years ago by crossing triploids over and over again to yellow, crossveinless, cut, vermilion, garnet, forked males (my material comes from Dr. C. STERN, Berlin). On account of my being heavily engaged in other work my experiments were not always performed with the accuracy and consistency I should have liked. Particularly, some more of the equational daughters should have been tested.

As will be demonstrated below there occurred during the experiment more and more triploids with attached X-chromosomes, and this paper is an investigation of crossing-over in this kind of triploids. In their paper mentioned above BRIDGES and ANDERSON state (p. 439) »that crossing-over does not occur until after each original chromosome has split into two strands, each of which then follows its own separate course during the crossing-over process». The experiments recorded in this paper seem to prove conclusively that, in the case of triploids with attached X-chromosomes, the two strands of the free X-chromosome do not follow their own separate course, but that the situation

of the point of crossing-over in one strand depends on the situation of the corresponding point in the other.

II. THE TRIPLOID CROSSES.

Triploids containing only wild type genes were crossed in mass cultures (usually 10 triploids in each bottle) to yellow, crossveinless, cut, vermilion, garnet, forked males. Triploid daughters from these crosses were then crossed in pair cultures to wild type (or in a few cases to Bar) males. Altogether 1035 cultures of this kind were made, and somewhat more than half of the equational exceptions among the female offspring were tested by outcrossing to Bar males (in a few cases to males of other kind).

TABLE 1. *Total offspring of 1035 triploids carrying two wild-type X-chromosomes and one y cv ct v g f X-chromosome.*

Females			Intersexes		Males
3 N	2 N		Regulars	Equationals	
	Regulars	Equationals			
9273	29872	410	15216	135	8078

In the earlier stage of the experiment it was found that some of the equationals had free X-chromosomes, whereas the others had attached ones. However, the more the experiment proceeded the fewer were the equationals with free X's, and finally all equationals had attached X's. Since the equationals with attached X's must have arisen from triploids which likewise had attached X's, it must obviously be assumed that there has been made a selection among the triploids towards those containing attached X-chromosomes.

The total output from the 1035 triploids, containing two wild X's and one y, cv, ct, v, g, f X is shown in Table 1.

A classification of all equational daughters is given in Tables 2 and 3, and for each special kind of equational there is also shown the number of tested and untested equationals. Finally, the number of tested equationals is separated in those which were shown to contain free X-chromosomes and those which were shown to contain attached X-chromosomes. This paper is an investigation of the latter. All equationals which have given female offspring are specified as tested, irrespective of the number of the offspring.

From Table 2 it will be seen that apart from the yellow equationals

TABLE 2. *Classification of the female*

	y	y cv	y cv ct	y cv ct v	y cv ct v g	y cv ct v g f	y v g	y v g f	y g
Not tested	80	15	14	4	3	2	—	—	—
Tested and found to have unattached X's.....	43	2	—	—	—	1	—	2	1
Tested and found to have attached X's	138	8	2	2	—	—	1	—	—
Total	261	25	16	6	3	3	1	2	1

the only other equationals occurring in a large number are the forked ones. Since, however, 39 of the 45 forked equationals have come from only two different cultures (with 29 and 9 forked daughters respectively) it may be supposed that not more than 6 forked females are equationals in the ordinary sense of the word. The cause of the occurrence of the 39 forked females has not been studied, and this is especially unfortunate as in these cultures there appeared also forked intersexes (17 in one culture and 1 in the other).

III. INTERPRETATION OF THE EQUATIONALS WITH ATTACHED X-CHROMOSOMES, AND THE MODE OF THEIR OCCURRENCE.

The distinction of the genetic constitutions of the different equationals with attached X-chromosomes is, as a rule, rather easy and is performed in the same way as that shown by STURTEVANT (1931, p. 66). Difficulties may, as he points out, be found when the offspring of the tested equationals is small, and these difficulties are especially pronounced owing to the fact that it is impossible to know *a priori* which genes have entered into the X-chromosomes of the equational. For instance, the *y* equational that was the mother of culture 2774 (end of Table 10) is supposed to be of the constitution

$$\frac{y \text{ cv ct v g f}}{y},$$

though she has got no daughter homozygous with respect to garnet. But as such homozygotes only occur in about 10 % (STURTEVANT l. c.) the possibility is rather great that none of her 19 daughters will show

equational offspring from table 1.

cv	cv ct	cv ct v	cv ct v g	cv ct v g f	ct v	v	v g	v g f	g	g f	f	Total
2	4	1	5	1	1	2	2	1	3	—	3 + 37	143 + 37
—	—	3	—	1	1	1	—	1	4	1	2 + 2	63 + 2
—	4	1	1	—	3	3	1	—	—	—	1	165
2	8	5	6	2	5	6	3	2	7	1	6 + 39	371 + 39

the character garnet. She is thus supposed to be of the constitution mentioned above, since every other constitution implies a much less probable mode of occurrence.

Concerning the mode of occurrence of the equationals in general these are in most cases very easy to determine. In order that an equational with attached X's and homozygous with respect to some mutant genes may occur, the two separated strands of the free X must cross over with each of the attached X's in the triploid. The simplest — and the most usual — cases are therefore those in which there is one single cross-over in each of the two attached X's. To simplify the explanation of the equationals, symbols are used, and these symbols refer to the division of the chromosome in six intervals which are defined in Fig. 1.

Thus, for instance, all equationals collected in Table 5 are of the constitution $\frac{y}{y\ cv}$ and they must have occurred through the process of crossing-over shown in Fig. 2, in which the heavy line marks the resulting attached X-chromosomes of the equational. Since the cases in Table 5 have thus occurred through the crossing-over in the first interval of one of the attached X's of the triploid and in the second interval of the other attached X, these cases are characterized by the symbol $\frac{1}{2}$.

But there are other cases in which the equationals must have occurred in a less simple manner. For instance, equationals of the constitution $\frac{y\ cv}{ct\ v\ g}$ (Table 9) may occur in two different ways. The

first way is that one of the two strands of the free X crosses over with one of the attached X 's of the triploid in the interval 2, and that the other strand crosses over with the other attached X in the intervals 1, 2 and 5 (Fig. 3). The symbol of the equationals should thus be

$$\frac{2}{1, 2, 5}.$$

The other way in which these equationals may occur (and which seems to be much more probable than the way just mentioned) is the following: — One strand of the free X crosses over with one of the attached X 's in interval 1. The other strand of the free X crosses over with the same attached X in interval 2 and then crosses over with the other attached X in interval 5 (Fig. 4). For such a case the symbol

$$\frac{1 | 2}{5}$$

will be used: one of the attached X 's is placed above the horizontal line and the other below; one of the strands of the free X is placed to the left of the vertical line while the other strand is placed to the right. It is assumed here that the equationals in question have really occurred in this last mentioned way.

There are still other cases where the explanation of the equationals must be somewhat more complicated. For instance, the female of the

constitution $\frac{y}{y} \frac{f}{y}$ (Table 15) must either be represented by the symbol

$$\frac{1}{1, 5, 6},$$

which is very unlikely, or it must have occurred in the manner demonstrated by Fig. 5. In this case, which is assumed to have really

occurred, the symbol is $\frac{1 | 1, 5}{6}.$

The equational of the constitution $\frac{f}{f} \frac{f}{f}$ (Table 38) may either be $\frac{5, 6}{5, 6}$ or $\frac{5 | 6}{6 | 5}$ (Fig. 6). As the latter seems to be simpler it is assumed that it actually occurred in this way.

Finally the equational $\frac{y}{y} \frac{v g f}{c t}$ (Table 18) is supposed to have arisen in the way demonstrated in Fig. 7 and thus be of the symbol $\frac{1, 2 | 6}{4 | 1, 3}.$

In the same way other equationals of a similar kind have been determined.

TABLE 3. *Classification of the intersexual equational offspring from table 1.*

y	y cv ct v g f	y cv g	y g f	y f	cv	cv ct	v g f	g	g f	f
90	1	1	3	1	1	1	1	4	3	29

TABLE 4. *Daughters of 33 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y}$. Symbol $\frac{1}{1}$. Below the horizontal line those with less than 30 daughters.*

Culture No.	y	Culture No.	y	Culture No.	y	Culture No.	y
2711	42	4386	114	6722	81	4658	13
3536	37	4387	80	6726	59	4675	9
3540	100	4389	67	6727	76	5036	6
3597	95	5421	82	6731	106	5456	3
4344	52	6134	89	6732	112	5720	29
4345	128	6136	98	6733	85	6730	18
4346	94	6189	89	2720	11	—	—
4349	58	6710	98	4385	28	—	—
4384	45	6712	68	4609	8	—	—

TABLE 5. *Daughters of 12 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ cv}$. Symbol $\frac{1}{2}$. Below the horizontal line those with less than 30 daughters.*

Culture No.	y	y cv	Culture No.	y	y cv
2763	32	2	5069	68	6
3010	83	4	5774	61	9
3559	74	18	6133	97	8
3991	63	5	6723	43	11
3995	30	5	5741	8	1
4611	52	2	6103	11	6

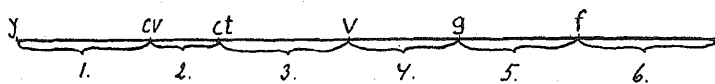


Fig. 1. The division of the X-chromosome in 6 intervals.

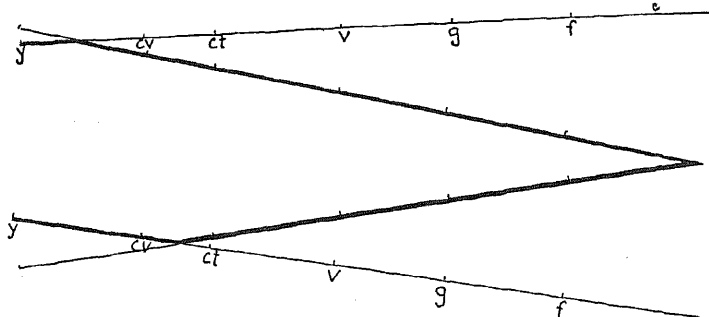


Fig. 2. Mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{y}{y \text{ cv}}$ (Table 5).

Symbol: $\frac{1}{2}$.

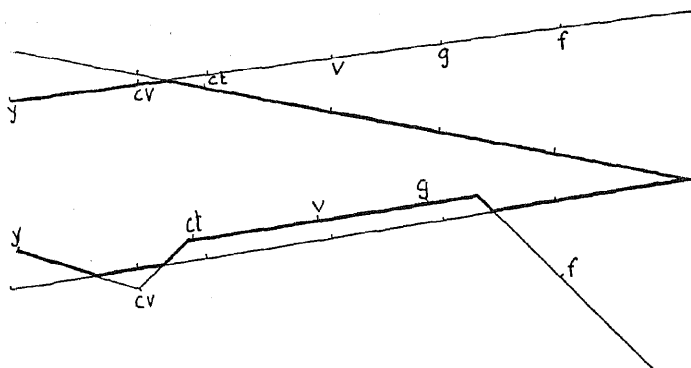


Fig. 3. Less probable mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{y \text{ cv}}{y \text{ ct v g}}$ (Table 9). Symbol: $\frac{2}{1, 2, 5}$.

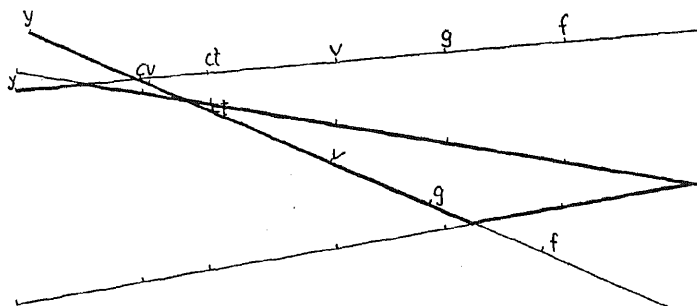


Fig. 4. More probable mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{y \text{ cv}}{y \text{ ct v g}}$ (Table 9). Symbol: $\frac{1 | 2}{| 5}$.

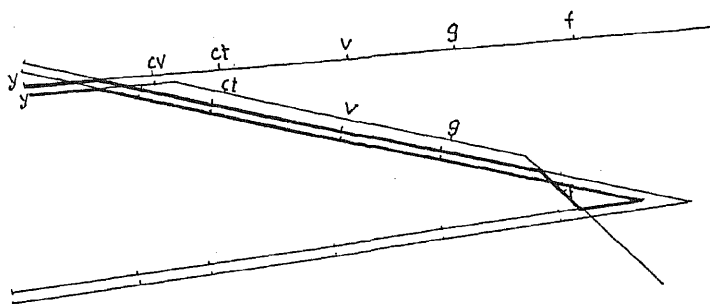


Fig. 5. Mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{y f}{y}$ (Table 15).

Symbol: $\frac{1 | 1, 5}{6}$.

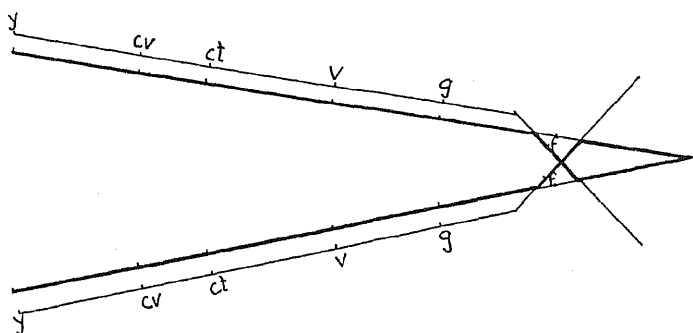


Fig. 6. Probable mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{f}{f}$ (Table 38).

Symbol: $\frac{5 | 6}{6 | 5}$.

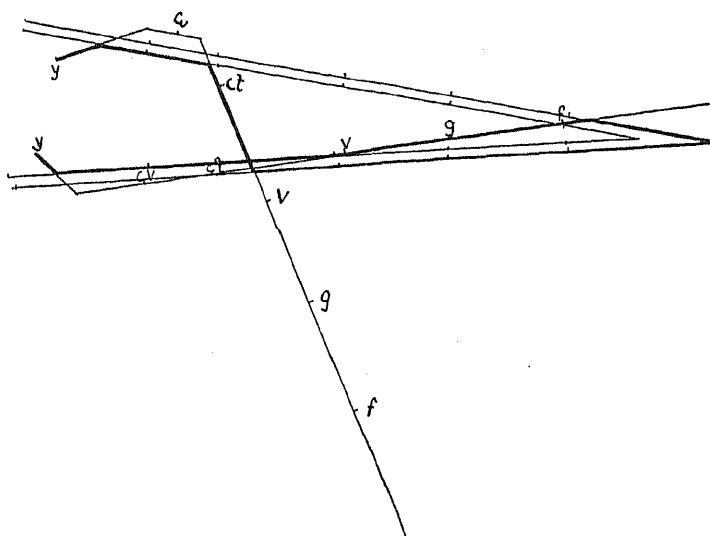


Fig. 7. Mode of occurrence of equationals of the constitution $\frac{v v g f}{y c t}$ (Table 18).

Symbol: $\frac{1, 2 | 6}{6 | 1, 2}$.

IV. THE DISTRIBUTION OF THE POINTS OF CROSSING-OVER BETWEEN THE STRANDS OF THE FREE X AND THE ATTACHED X-CHROMOSOMES.

The main feature of this investigation is concerned with the question of the distribution of the points of crossing-over in the two different strands of the free X and the two attached X's and the possible interrelation between these points.

Now, it has been pointed out in the preceding chapter that there are a number of cases in which the interpretation of the equationals and the distinction of the mode of their occurrence is somewhat uncertain. However, these cases are so few in comparison to the total number of tested equationals with attached X's, that the possible error introduced by them is too little to have any influence upon the principal conclusion which will be advanced below.

Let us first consider separately those cases in which there has occurred only a single cross-over in each of the attached X's. These cases are found in Tables 4, 5, 6, 7, 8, 10, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28 and collected together in Table 39. This last table is to be understood in this way: there have for instance appeared 17 equationals occurring through crossing-over in the first interval on the one side and in the fourth interval on the other side. From the distribution of the figures in Table 39 the principal conclusion of this paper may immediately be drawn: —

The probability is very slight that crossing-over will occur in both the attached X's and in points that both lie to the right of the first interval. When, however, crossing-over occurs in one of the attached X's in the first interval, the probability of the occurrence of crossing-over in the other attached X does not show any marked difference when proceeding from left to right. If any differences at all exist they seem to be such that the probability first diminishes when proceeding to the right but rises again towards the right end of the chromosome.

Those cases where there must have been multiple crossing-over of any kind are somewhat more difficult to tabulate in the same way as has been done in Table 39. However, in putting together those, which have probably or possibly arisen through double crossing-over in each of the attached X's (hence in this case are assumed not to have arisen from crossing-over between one free strand and both the attached X's) and those which have arisen by each free strand crossing-over with both of the attached ones, but in which the free strands

TABLE 6. *Daughters of 20 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ cv\ ct}$. Symbol $\frac{1}{3}$. Below the horizontal line those with less than 30 daughters.*

Culture No.	y	y cv	y cv ct	y ct	Culture No.	y	y cv	y cv ct	y ct
2348	50	4	14	3	6705	70	—	1	—
2353	48	—	5	2	6710	98	4	14	1
3920	88	2	17	1	6711	82	5	10	2
3960	39	1	6	2	6713	76	—	10	3
4395	28	—	3	—	6719	66	2	9	4
4663	65	—	4	—	6721	67	—	2	—
4671	73	—	3	—	7594	39	—	6	2
5455	53	5	5	—	4681	13	—	1	—
6108	43	—	3	1	6703	9	1	1	—
6702	75	4	9	4	6729	12	—	1	—

TABLE 7. *Daughters of 17 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ cv\ ct\ v}$. Symbol $\frac{1}{4}$. Below the horizontal line those with less than 30 daughters.*

Culture No.	y	y cv	y cv ct	y cv ct v	y ct	y ct v	y v
3040	42	5	6	3	—	2	1
3072	54	1	—	3	—	2	8
3535	35	—	1	3	—	3	—
3561	82	—	—	2	1	1	8
4348	78	1	2	9	—	1	4
4352	80	1	4	—	—	1	1
4361	72	1	1	1	—	—	—
4604	77	—	4	3	—	—	9
4687	45	1	4	3	—	—	—
5706	84	—	1	6	—	—	1
5717	53	—	1	2	—	—	1
6105	60	1	1	1	—	—	7
6129	69	—	1	1	—	—	3
6130	39	—	1	1	—	1	1
6700	37	3	2	3	—	—	1
5087	16	—	—	1	—	—	—
6718	26	—	—	1	—	—	—

start their crossing-over process in different of the attached chromosomes — by always counting the extreme left point in each of the attached chromosomes — and finally adding all these cases to those collected in Table 39, then we get Table 40 (which thus consists of the cases making up Table 39 + the cases found in Tables 18, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38). The conclusion to be drawn from this table is absolutely the same as that from Table 39.

Let us finally put together the cases which must be regarded separately and which can not therefore be added to the foregoing. These consist of all possible and more certain cases where each free strand crosses over with both of the attached chromosomes, and where both the free strands start their crossing-over process with the same one of the attached chromosomes. They are collected in Table 41 (which thus consists of the cases found in Tables 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 22, 29, 31, 32, 35, 36, 37), the extreme left point of crossing-over of each of the free strands being always counted. Here also it is seen that in the right lower part of the table there are only zeros. But in addition, there is here also a decrease in the figures of the first line when proceeding from left to right.

Inasmuch as all the equationals have not been tested (see Table 2), it may perhaps be said that those tested do not constitute a fair random sample. But — regardless of the fact that more than half of the equationals have really been tested — this cannot have any influence on the principal conclusion drawn above. This may be concluded, *inter alia*, from the fact that the majority of equationals are yellow, and that moreover more than 80 % of the yellow equationals are heterozygous with respect to other mutant genes. Likewise, the errors introduced by possibly misinterpreted equationals must be so small as not to have any influence on the correctness of the above conclusion.

However, if a thorough investigation is to be made of all the different ways possible of crossing-over and the possible interrelations between them in triploids with attached X-chromosomes, it is necessary, not only to test each equational, but also every one of the female offspring of the triploids. Such an investigation is now under way, along with a corresponding investigation of diploids with attached X-chromosomes. A full discussion of the problems involved, together with a review of the literature, will therefore be reserved for a later paper on the subject.

TABLE 8. *Daughters of 15 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ cv\ ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{1}{5}$. Below the horizontal line those with less than 30 daughters.*

Culture No.	y	y cv	y cv ct	y cv ct v	y cv ct v g	y cv ct g	y cv v	y cv g	y ct v	y ct v g	y v	y v g	y g
2700	69	—	2	8	—	—	2	—	—	—	9	—	5
3538	94	2	2	2	—	—	—	1	1	—	2	4	1
3557	72	—	4	4	2	—	—	—	2	—	—	2	1
3562	60	1	—	1	1	1	—	—	2	—	—	2	—
3923	62	1	1	3	—	—	—	—	1	1	2	—	—
4347	84	2	3	2	5	—	—	—	—	1	—	6	1
4610	57	1	5	2	2	—	—	—	—	—	2	2	2
4659	95	1	4	5	—	1	—	—	—	—	—	—	1
4662	85	1	4	1	—	—	1	—	—	—	2	1	—
5088	45	2	3	2	2	—	—	—	—	1	—	—	1
6118	80	—	4	—	1	—	—	—	—	3	1	3	—
6137	44	1	2	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—
6715	66	3	5	1	1	—	—	1	—	—	4	2	1
6716	65	3	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	4
4657	3	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—

TABLE 9. *Daughters of 2 y equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv}{y\ ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{1\ 2}{5}$.*

Culture No.	y	y cv	y cv g	y ct v	y ct v g	y v	y v g
3088	33	2	—	—	2	—	1
4360	58	14	3	2	7	1	1

TABLE 11. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv}{y\ ct\ v\ g\ f}$. Symbol $\frac{1\ 2}{6}$.*

Culture No.	y	y cv	y cv ct v	y ct v	y ct v g	y ct v g f	y v	y v g	y g	y g f
5754	63	3	1	2	1	1	1	3	1	2

TABLE 12. *Daughters of 2 y equations from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ ct}$. Symbol $\frac{1\ 1, 2}{3}$.*

Culture No.	y	y ct
3555	75	2
5457	83	2

TABLE 13. *Daughters of 2 y equations from table 2 being of the constitution $(?)\frac{y}{y\ v}$. Symbol $\frac{1\ 1, 3}{4}$.*

Culture No.	y	y v
3560	21	1
5055	—	1

TABLE 14. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ g}$. Symbol $\frac{1\ 1, 4}{5}$.*

Culture No.	y	y g
4673	79	9

TABLE 15. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y\ f}$. Symbol $\frac{1\ 1, 5}{6}$.*

Culture No.	y	y f
2370	109	8

TABLE 16. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution $\frac{y\ gf}{y\ cv\ ct}$. Symbol $\frac{1, 4\ 3}{6}$.*

Culture No.	y	y cv	y cv ct	y ct	y g	y g f	y f
4383	59	1	7	2	11	4	1

TABLE 17. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution $\frac{y}{y \ v \ g \ f}$. Symbol $\frac{1 \ | \ 1, 3}{6}$.*

Culture No.	y	y v	y v g	y g	y g f
4602	59	4	1	1	1

TABLE 18. *Daughters of 1 y equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{y \ v \ g \ f}{y \ c \ t}$. Symbol*

$$\frac{1, 2 \ | \ 6}{4 \ | \ 1, 3}.$$

Culture No.	y	y v g f	y c t v
5095	18	2	2

TABLE 19. *Daughters of 1 y cv equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{y \ c \ v}{y \ c \ v}$.*

$$\text{Symbol } \frac{2}{2}.$$

Culture No.	y cv
3986	2

TABLE 20. *Daughters of 1 y cv equational from table 2 being of the constitution $\frac{y \ c \ v}{y \ c \ v \ c \ t}$. Symbol $\frac{2}{3}$.*

Culture No.	y cv	y cv c t
3558	55	8

TABLE 21. *Daughters of 1 y cv equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{y \ c \ v}{y \ c \ v \ c \ t \ v}$.*

$$\text{Symbol } \frac{2}{4}.$$

Culture No.	y cv	y cv c t v
6104	6	2

TABLE 22. *Daughters of 1 y cv equational from table 2 being of the constitution $\frac{y \ c \ v \ c \ t}{y \ c \ v \ v}$. Symbol $\frac{2 \ | \ 3}{4}$.*

Culture No.	y cv	y cv c t	y cv v
6720	53	15	13

TABLE 23. *Daughters of 2 y cv equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv}{y\ cv\ ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{2}{5}$.*

Culture No.	y cv	y cv ct	y cv ct v g	y cv v g	y cv g
2050	60	2	9	7	—
6708	6	—	1	—	1

TABLE 24. *Daughters of 2 y cv equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv}{y\ cv\ ct\ v\ g\ f}$. Symbol $\frac{2}{6}$.*

Culture No.	y cv	y cv ct	y cv ct v	y cv ct v g	y cv ct v g f	y cv ct v g
4350	30	4	2	1	1	—
6135	39	1	2	1	1	1

TABLE 25. *Daughters of 1 y cv ct equational from table 2 being of the constitution $(?) \frac{y\ cv\ ct}{y\ cv\ ct\ v}$. Symbol $\frac{3}{4}$.*

Culture No.	y cv ct	y cv ct v
5479	6	2

TABLE 27. *Daughters of 1 y cv ct v equational from table 2 being of the constitution $(?) \frac{y\ cv\ ct\ v}{y\ cv\ ct\ v}$. Symbol $\frac{4}{4}$.*

Culture No.	y cv ct v
2722	2

TABLE 26. *Daughters of 1 y cv ct equational from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv\ ct}{y\ cv\ ct\ v\ g\ f}$. Symbol $\frac{3}{6}$.*

Culture No.	y cv ct	y cv ct v g f
5763	1	1

TABLE 28. *Daughters of 1 y cv ct v equational from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv\ ct\ v}{y\ cv\ ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{4}{5}$.*

Culture No.	y cv ct v	y cv ct v g
2771	13	9

TABLE 29. *Daughters of 1 y v g equational from table 2 being of the constitution $\frac{y \text{ cv ct v g}}{y \text{ v g}}$. Symbol $\frac{1, 3}{5} \mid \frac{5}{1}$.*

Culture No.	y v g	y cv ct v g	y cv v g	y ct v g
6734	67	6	2	5

TABLE 30. *Daughters of 1 cv ct equational from table 2 being of the constitution $\frac{cv \text{ ct}}{cv \text{ ct}}$. Symbol $\frac{1}{3} \mid \frac{3}{1}$.*

Culture No.	cv ct
5736	26

TABLE 31. *Daughters of 3 cv ct equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y \text{ cv ct}}{cv \text{ ct v g f}}$. Symbol $\frac{3}{1, 6}$ or $\frac{1}{6} \mid \frac{3}{1}$.*

Culture No.	cv ct	y cv ct	cv ct v	cv ct v g	cv ct v g f	cv ct g f	cv ct f
2776	14	2	1	—	—	1	1
4682	15	1	1	2	—	—	1
6724	16	2	2	3	3	—	1

TABLE 32. *Daughters of 1 cv ct v equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{y \text{ cv ct v}}{cv \text{ ct v}}$. Symbol $\frac{4}{1, 4}$ or $\frac{1}{4} \mid \frac{4}{1}$.*

Culture No.	cv ct v	y cv ct v
3093	27	2

TABLE 33. *Daughters of 1 cv ct v g equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{y\ cv\ ct\ v\ g\ f}{cv\ ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{6}{1,5}$.*

Culture No.	cv ct v g	y cv ct v g	cv ct v g f	y cv ct v g f
6725	16	5	4	1

TABLE 34. *Daughters of 1 ct v equational from table 2 being of the constitution (?) $\frac{cv\ ct\ v}{ct\ v\ g}$. Symbol $\frac{1,4}{2,5}$ or $\frac{1}{4}|\frac{5}{2}$.*

Culture No.	ct v	cv ct v	ct v g
6701	13	1	2

TABLE 35. *Daughters of 2 ct v equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv\ ct\ v}{ct\ v\ g\ f}$. Symbol $\frac{4}{2,6}$ or $\frac{2}{6}|\frac{4}{6}$.*

Culture No.	ct v	y cv ct v	y ct v	ct v g	ct v g f	ct v f
4382	23	6	—	1	1	1
5454	34	6	1	2	4	—

TABLE 36. *Daughters of 3 v equationals from table 2 being of the constitution $\frac{y\ cv\ ct\ v}{v\ g\ f}$. Symbol $\frac{4}{3,6}$ or $\frac{3}{6}|\frac{4}{6}$.*

Culture No.	v	v g	v g f	v f	y v	y v f	y cv v	y cv ct v	y cv ct v g f	y ct v	cv ct v	cv ct v g	ct v
5090	36	2	1	1	3	—	—	2	—	1	—	1	1
5718	52	2	1	—	8	—	1	2	1	1	—	—	—
6164	35	1	3	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—

TABLE 37. *Daughters of 1 v g equational from table 2 being of the*

constitution $\frac{y\ cv\ ct\ v\ g}{v\ g\ f}$ Symbol $\frac{5}{3, 6}$ or $\frac{3|5}{6|}$.

Culture No.	v g	v g f	y cv ct v g	y cv v g	y ct v g	y v g	cv ct v g f
6188	60	2	3	3	1	3	1

TABLE 38. *Daughters of 1 f equational from table 2 being of the*

constitution $\frac{f}{f}$ Symbol $\frac{5|6}{6|5}$.

Culture No.	f
4388	70

TABLE 39. *Distribution of the points of crossing-over according to the different intervals in the two attached X-chromosomes. Only cases of single crossing-over in each chromosome counted. (Cases from tables 4, 5, 6, 7, 8, 10, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 27, 28.)*

	1	2	3	4	5	6
1	33	12	20	17	15	29
2	12	1	1	1	2	2
3	20	1	0	1	0	1
4	17	1	1	1	1	0
5	15	2	0	1	0	0
6	29	2	1	0	0	0

TABLE 40. *Distribution of the points of crossing-over according to the different intervals in the two attached X-chromosomes, when to the cases of table 39 are added those which probably or only possibly have arisen through double crossing-over in each of the attached X-chromosomes + those which have arisen when each free strand crosses over with both of the attached chromosomes, but only when the free strands start their process of crossing-over in different ones of the attached chromosomes. (Always leftmost points in the two attached chromosomes counted in cases of multiple crossing-over. In this cases are to those of table 39 added cases from tables 18 and 30—38.)*

	1	2	3	4	5	6
1	35	13	23	18	15	30
2	13	1	1	3	2	2
3	23	1	0	4	1	1
4	18	3	4	1	1	0
5	15	2	1	1	1	0
6	30	2	1	0	0	0

TABLE 41. *Distribution of the points of crossing-over according to the different intervals in the two attached X-chromosomes. All possible cases where each free strand crosses over with both of the attached chromosomes and where both of the free strands start their crossing-over process with the same one of the attached chromosomes. (Always leftmost points of crossing-over of each of the free strands counted. The table consists of the cases found in tables 9, 11—17, 22, 29, 31, 32, 35, 36, 37.)*

	1	2	3	4	5	6
1	7	3	4	1	1	0
2	3	0	1	2	0	0
3	4	1	0	3	1	0
4	1	2	3	0	0	0
5	1	0	1	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0

V. SUMMARY.

1. 1035 triploids containing two normal X-chromosomes and one y cv ct v g f X-chromosome have been outcrossed to wild type (or Bar) males.

2. Among the female offspring there have been counted 410 equational exceptions, of which 230 have been tested by outcrossing to Bar (in a few cases other types) males.

3. Of these tested equationals 165 have been shown to have attached X-chromosomes, and this paper deals with the mode of their occurrence and the interrelation between the loci of crossing-over in the two attached chromosomes.

4. Equationals from triploids with attached X-chromosomes in the above-mentioned crosses always occur through a process of crossing-over between the separated strands of the free X and the two attached X-chromosomes. The modes of occurrence of some more complicated cases have been discussed.

5. The principal conclusion to be drawn from this investigation may be stated as follows: — The probability is very small that crossing-over occurs at the same time in both the attached X-chromosomes and in loci to the right of a point situated not far from the left hand end of

the chromosome. When, however, crossing-over occurs in one of the attached X-chromosomes near its left end, the probability for the occurrence of crossing-over in the other attached X-chromosome does not show any marked difference when proceeding from left to right.

6. A full discussion of the problems involved will be given later in connection with a study, not only on the occurrence of equational exceptions in triploids, but of all crossing-over processes that may happen in triploids as well as in diploids with attached X-chromosomes.

LITERATURE CITED.

1. BRIDGES, C. B. and ANDERSON, E. G. 1925. Crossing-over in the X-chromosome of triploid females of *Drosophila melanogaster*. — *Genetics* 10: 418—441.
2. STURTEVANT, A. H. 1931. Two new attached-X lines of *Drosophila melanogaster*, and further data on the behavior of heterozygous attached-X's. — *Carnegie Inst. of Wash. Publ.* 421: 61—81.

CONTENTS.

	Page
I. Introduction	342
II. The triploid crosses	343
III. Interpretation of the equationals with attached X-chromosomes, and the mode of their occurrence	344
IV. The distribution of the points of crossing-over between the strands of the free X and the attached chromosomes	350
V. Summary	361

Indian Agricultural Research Institute (Pusa)
LIBRARY, NEW DELHI-110012

This book can be issued on or before

Return Date	Return Date